



冰河子遺的夏綠林 台灣水青岡
Taiwan Beech
A relic summer-green forest

 行政院農業委員會林務局
FORESTRY BUREAU C.O.A



GPN : 1010004800

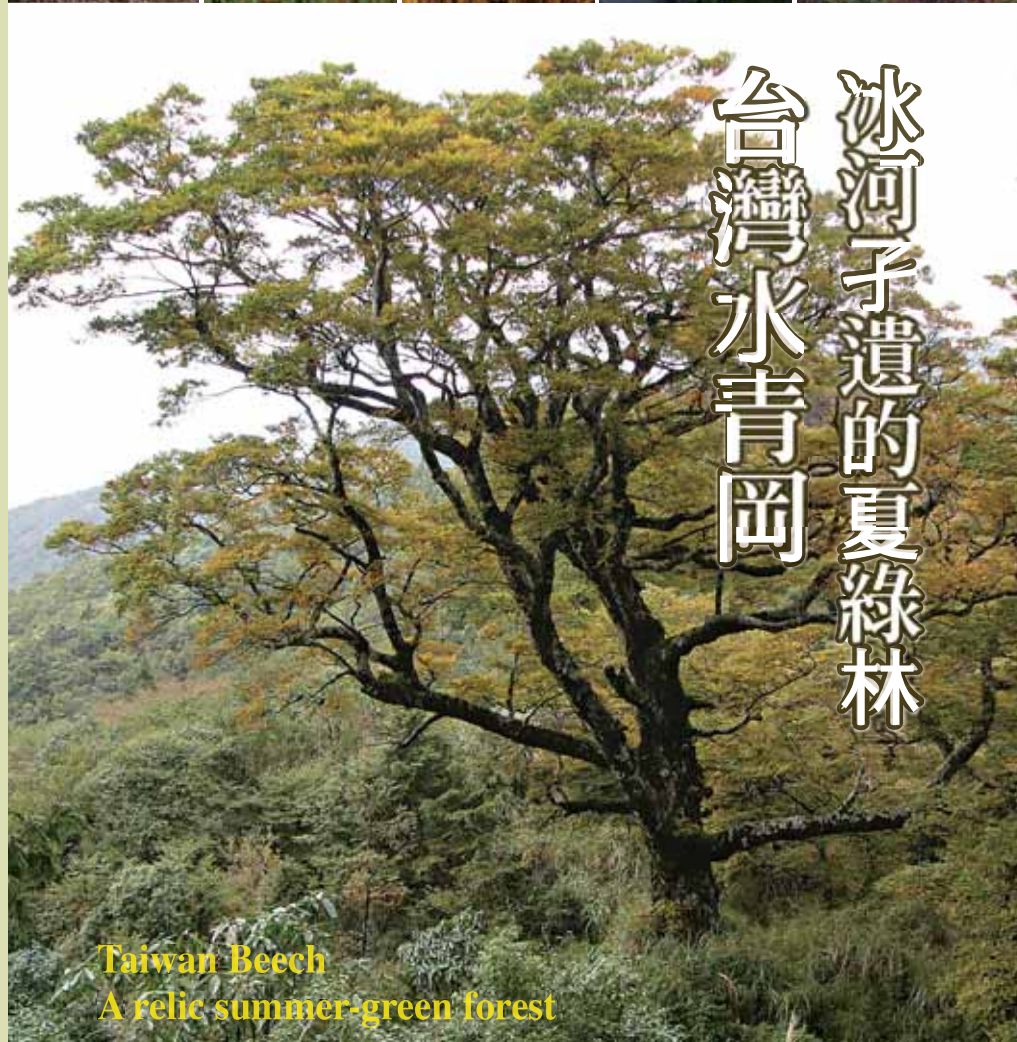


行政院農業委員會林務局
FORESTRY BUREAU C.O.A

冰河子遺的夏綠林

台灣水青岡

陳子英等 著



冰河子遺的夏綠林
台灣水青岡

Taiwan Beech
A relic summer-green forest





冰河子遺的夏綠林

台灣水青岡

Taiwan Beech
A relic summer-green forest

陳子英	賴玉菁	徐培峰	林哲榮	巫智斌
謝長富	林世宗	楊正釧	陳品邑	著
毛俊傑	胡哲明	孔祥璿	邱宗儀	

本書為行政院農業委員會林務局主管科技計畫「台灣水青岡林生物多樣性調查及保育機制之研究」計畫成果
(計畫編號：100農科-8.5.2-務-e1)





目 錄

序.....	6
楔子.....	8
發現台灣水青岡.....	14
台灣水青岡的特徵.....	14
台灣水青岡的發現與命名始末.....	17
探索台灣水青岡的分布.....	20
世界的水青岡與水青岡森林.....	26
水青岡屬植物的分類.....	26
水青岡的地質紀錄.....	30
水青岡的冰河歷險.....	32
現今水青岡的全球分布.....	39
水青岡森林的伴生物種與樣貌.....	44
水青岡森林的結構與動態.....	47
台灣水青岡與水青岡森林.....	52
台灣水青岡的冰河歷險.....	52





台灣水青岡的分布與特性	56
伴生在水青岡旁邊的其他樹種	59
台灣水青岡森林的植物社會與組成	71
玉山箭竹——難纏的競爭對手	77

台灣水青岡的物候與繁殖更新

什麼是物候？	84
台灣水青岡芽體的發育	87
台灣水青岡葉的發育	88
台灣水青岡開花與結實	90
台灣水青岡的下種更新	93

台灣水青岡種實的發芽、儲藏與育苗

台灣水青岡種實的成熟	96
台灣水青岡種實的採收與處理	98
台灣水青岡種子資料	99
台灣水青岡種子的休眠與發芽	101
台灣水青岡種子的儲藏	103
以儲藏種子進行區外保育之可行性	109
台灣水青岡實生苗的培育	110





台灣水青岡森林的動物	112
台灣水青岡森林內脊椎動物的調查方法.....	112
台灣水青岡森林的中、大型獸類.....	115
台灣水青岡森林的小型獸類.....	119
台灣水青岡森林的鳥類.....	121
台灣水青岡森林的蛇類及蜥蜴.....	126
台灣水青岡森林的青蛙及蟾蜍.....	129
台灣水青岡森林內日與夜的動物活動.....	131
一年四季的動物活動.....	132
台灣水青岡森林的昆蟲	134
台灣水青岡森林昆蟲調查方法.....	134
世界各地的水青岡森林昆蟲相.....	135
依賴台灣水青岡維生的昆蟲.....	138
取食台灣水青岡的多食性昆蟲.....	143
隱身在奇形怪狀居所的蟲癭.....	145
台灣水青岡森林的蛀蟲及清潔隊.....	146
不直接利用、但棲息在水青岡森林的昆蟲.....	147





台灣水青岡的遺傳變異.....150

緣起	150
什麼是遺傳變異？	152
遺傳變異的研究方法	155
世界水青岡的遺傳變異研究	156
台灣水青岡的遺傳變異研究	161
遺傳變異與保育	163

讓生命延續下去.....164

走在使用與保育的平衡點	164
國際間對水青岡的保育	169
自然保育的律法	176
保留台灣水青岡森林的方舟	177

參考文獻	241
索引（中文・英文・學名）	251
致謝	269
圖片來源	271



序

台灣水青岡又名「台灣山毛櫸」，屬於殼斗科水青岡屬的落葉喬木，台灣僅有一種，為一萬年前冰河消退後持續留存生長的物種，係「文化資產保存法」公告指定的珍貴稀有植物之一。台灣水青岡於冬季時樹葉脫落；春夏時形成綠色的樹冠，因此也稱為「夏綠林」。

台灣水青岡在台灣分布的區域有兩大區域，第一處是在台北、桃園交界的拉拉山、插天山一帶，農委會為保護其內的台灣水青岡、稀有動植物資源及其生態系，於1992年依照文化資產保存法公告成立「插天山自然保留區」予以保護。另一個區域在宜蘭太平山翠峰湖附近的銅山地區，為本局人員及宜蘭大學陳子英教授在1998年調查發現，生育地廣達1,100公頃，為台灣水青岡最大的生育地。

近年來全球氣候持續暖化，台灣水青岡因生長於獨立的山頭稜線上，其族群正面臨無處遷移的困境，產生存續危機。是以本局自2009年起以3年時間推動「台灣水青岡森林生物多樣性調查及保育機制之研究」計畫，進行棲地調查及監測工作、分析各地族群變異狀況，進行族群保種試驗、棲地改善措施、建立更新機制，以維繫台灣水青岡的物種存續。

本書是「台灣水青岡森林生物多樣性調查及保育機制之研究」計畫成果，書中除描述台灣水青岡的發現歷史，近三年間植群調查及遺傳分析成果，並介紹與台灣水青岡共生共榮的各種生物相，最後亦提出台灣水青岡的保育策略與保護區系統的適宜性，供本局作為擬定保育方針的參考。而本局為了積極保護宜蘭區域的台灣水青岡，目前亦加緊進行台灣水青岡自然保護區的劃設工作，希望這些在冰河退卻後隔離分布於獨立山頭稜線上的小族群能維繫活力，確保其能夠繼續在臺灣的土地上生長下去。

謹以本文代表林務局，感謝計畫主持人及研究團隊工作人員的辛勞及努力。

行政院農業委員會林務局 局長

李邦生

謹序

楔子

珍貴的子遺植物

台灣水青岡的珍貴在於它的稀有性與學術價值。就稀有性而言，世界上的水青岡屬植物種類雖然有13個分類群之多，有些分類群廣泛生育在歐洲、美國東部、中國及日本，但是仍有一些種類分布狹隘，如墨西哥水青岡和台灣水青岡，這些子遺的片斷狀森林在當地都受到國家的保護。



台灣水青岡森林目前分布於台灣的幾個山頭稜線，而其亞種——巴山水青岡則是生長於中國的甘肅、四川、湖北的大巴山脈以及浙江的清涼峰等地。目前遺傳的研究可看出這些片段分布的水青岡族群還是屬於同一個物種，遺傳變異並未分化到種以上的階層；這兩個分類群的水青岡分布狹隘、族群稀少，加上森林中幼苗不多，更新不易等原因，除了是中國國家級的稀有植物之外，同時也被列入IUCN的保育紅皮書中，受到國際的關注。

台灣座落於熱帶與亞熱帶的交界上，氣候適宜常綠闊葉樹的生長，森林形態以常綠闊葉林為主。台灣水青岡森林——此種原本應該出現於溫帶地區的落葉闊葉林，在台灣屬於稀少植群，有些學者以「夏綠林」稱之，而台灣海峽對岸的中國也有相同的植群相互對應。此種植物在更新世冰河期間藉由陸橋遷移，在間冰期陸橋消失後

陳子英／撰文

而被隔離在不同地區的現象，是植物地理學上非常重要的研究範例。

200萬年來冰河在地球幾次的來回，使得有些植物滅亡，有些植物則在冰河避難所及其生育地之間往返遷徙，各地的水青岡屬植物都經歷過這種冰河的洗禮。分布於歐美、日本等地的水青岡屬植物，在冰河期過後就向北邊擴展其分布範圍。然而，生育在中國及台灣的台灣水青岡分類群，不僅未擴展其範圍，反而從低海拔地區退縮到中海拔的稜線與山頂上。

植物地理學上，植物因冰河來回而被隔離在不同的地區，以及全球氣溫變遷而昇遷到山頂的現象，都使得台灣水青岡成為關注的焦點與學術研究的重點，更是目前全球持續暖化，植物在緯度、海拔上的進退或滅亡的參考。

豐富的水青岡森林生態系

台灣水青岡森林是台灣獨特的落葉闊葉林，樹冠上層主要由落葉的台灣水青岡所構成之外，還有其他的伴生物種如上層的喬木、下層的灌木及草本等，共同建構出





完整的森林生態系。台灣水青岡森林和中國境內其他的水青岡森林相同，也混合了大量的常綠闊葉樹，而下層主要也是以矮竹為優勢。

台灣水青岡森林的物候變化是3月開始抽芽展葉、開花，8月果實成熟，10月葉開始枯黃，11月大量落葉。每當秋季時金黃色的葉子點綴在山脊上，宛如金黃色的巨龍盤據山頭，美麗、壯觀的景色令人屏氣攝息。

雖然葉的季節變化年年一致，但花和果實卻是每隔4~6年才出現一次。台灣水青岡花果豐年之際，有許多的動物及昆蟲會吃食它的種子，而落入土中的種子若無發芽，幾個月後就會失去活性，無法像溫帶植物的種子保存於土壤庫中。



台灣水青岡森林與鄰接的針闊葉混合林（以樟科、殼斗科和檜木植物為主）是野生動物的天堂。我們的研究人員不僅記錄到水鹿、長鬃山羊、黃喉貂、麝香貓、山羌等21種哺乳動物，灰林鴉、黃胸青

鶉、茶腹鶉等31種鳥類，梭德氏赤蛙、莫氏樹蛙等5種蛙類，瑪家龜殼花、台灣蜓蜥等6種爬行動物之外，更拍攝到山羌的哺乳行為，以及黃喉貂獵捕山羌的珍貴鏡頭，讓大家對這些活動隱密的野生動物有再多一點的了解。

目前記錄到的昆蟲也有27科83種，分類組成上以鱗翅目的昆蟲為大宗，食性組成上多為植食性昆蟲。而森林中最特別的是仰賴台灣水青岡維生的專食性珍貴物種，如夸父權灰蝶、裳蛾及舟蛾等，這些專食性的珍稀昆蟲與分布於日本水青岡森林中的種類親緣極為相近，推測應是冰河後子遺在台灣族群。這些昆蟲再一次印證更新世冰河時期對水青岡森林生態系的影響，更突顯台灣水青岡森林的重要與珍貴。





青背山雀

煤山雀

條紋松鼠

黃腹琉璃

紅頭山雀

水鹿

台灣水青岡

玉山箭竹

藍腹鷓

台灣蜓蜥

黃喉貂

夸父瑾灰蝶



大赤啄木鳥

松鴉

台灣野山羊

黃鼠狼

山羌

台灣山鷓鴣

鼬獾

高山白腹鼠

拉拉山鑽灰蝶



發現台灣水青岡

謝長富·陳子英／撰文

台灣水青岡，冰河時期的孑遺植物，1906年由日籍技師在台灣北部的北插天山所發現。當初以為是歐洲水青岡的變種，幾經確認後，才判定為稀有的台灣特有種。一直到1990年後，台灣的學者才又陸續找到其他的生育地，並發現了全台灣最大的台灣水青岡純林……

基本資料

學名：*Fagus hayatae* Palib. subsp. *hayatae*

又名：「台灣山毛櫸」或「早田氏山毛櫸」

英名：Taiwan beech

分類：殼斗科 (Fagaceae) 水青岡屬 (*Fagus*)

分布：新北市三峽區北插天山、烏來區阿玉山西峰；新竹縣尖石鄉烏嘴山；宜蘭縣南澳鄉望洋山至銅山、下銅山、鹿皮山；宜蘭縣南澳鄉大白山及蘭崁山。

另一亞種：巴山水青岡 (*F. hayatae* subsp. *pashanica*) 分布在中國的浙江、湖北、四川、陝西、甘肅等地。

台灣水青岡的特徵

台灣水青岡為殼斗科植物，但與一般殼斗植物較為不一樣的是：花非一般殼斗科植物的葇荑花序，而是頭狀花序；果實的殼斗會開裂為4瓣，裡面的堅果呈三角錐狀；是此科植物中少數的落葉喬木。

葉 長橢圓形至卵形，長約4~5公分，先端銳形，基部圓形或楔形，葉的邊緣為鋸齒狀，在中肋與側脈交角處有白色微毛，可以與櫸樹做區分；側脈平行約6~10對，直達粗鋸齒葉緣端，在全世界本屬的植物中是側脈對數較少的種類。



台灣水青岡的葉與果實 Leaves and fruits of Taiwan beech

葉的中肋與側脈交角處有白色微毛。
Leaf covered with tufts of hair on axils of lateral veins beneath.



台灣水青岡的花與葉 Flowers and leaves of Taiwan beech



台灣水青岡在豐年時盛開的花朵。
Taiwan beech in full bloom

花 為單性的雌花或雄花，雌雄同株，常生長在同一個花芽中下垂的雄花有4~7朵，為繖形的頭狀花序，簇生於葉腋，花柄、線形苞片外面有白色毛絨，苞片在開花後隨即脫落，最外面的花被呈筒狀，具有金黃色柔毛，中間有8~16枚雄蕊，花粉粒圓形。雌花常2朵聚生，外面的筒狀花被片具毛。



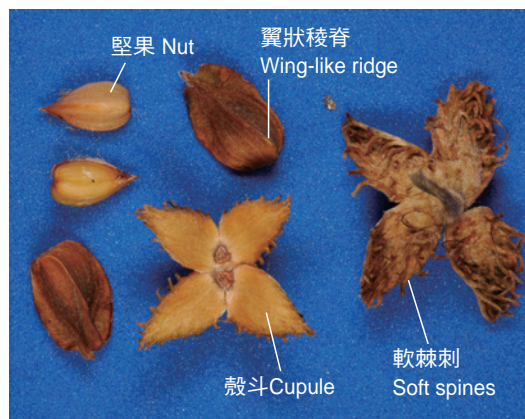
果實 外包被的殼斗呈卵球形，表面有軟棘刺，成熟時裂成4瓣，中間通常具有2個三角錐狀的堅果，堅果外面具有3條翼狀稜脊。

台灣水青岡的發現與命名始末

台灣水青岡的標本首先由台灣總督府民政局的技師——小西成章（Nariaki Konishi）於1906年2月（明治39年）自新店支廳屈尺的插天山（現新北市三峽區的北插天山）採得；標本編號20號。1895年台灣總督府成立之後，小西成章來台灣擔任總督府民政局技師、民政部殖產局附屬博物館學藝委員、林務課囑託等職，從事台灣森林資源、樟樹、植物及原住民等調查業務，前後歷經十三年。此間，在植物方面最重大的發現包括台灣杉（*Taiwania cryptomerioides*）、巒大杉（*Cunninghamia konishii*）及台灣水青岡等，以其姓氏「小西」（Konishi）命名的植物亦達11種之多。

命名始末 小西成章採集的標本經東京帝國大學理學部植物學教室的早田文藏教授（Bunzō Hayata）初步檢視後，被視為類似歐洲水青岡的未定變種（*Fagus sylvatica* var. ?），記載於1908年出版的「台灣高地植物誌」206頁。

1907年早田文藏另將標本送給俄羅斯人Monsieur J. Palibin 鑑定與發表，但植物特徵的描述則由早田文藏預先寫好。Palibin 於



台灣水青岡的殼斗果實 Acorns of Taiwan beech

1911年（明治44年），發表於早田文藏所編著的《Materials for a flora of formosa supplementary: Notes to the Enumeratio plantarum Formosanmarum and Flora Montana Formosa》書中，全書共471頁，台灣水青岡的新名發表於第286頁。其學名*Fagus hayatae* Palibin 的種小名「hayatae」是為了紀念早田文藏而命名。

在早期日治時期的文獻中，台灣水青岡學名的書寫都以*Fagus hayatae* Palibin 稱之，如早田文藏所書寫的報告與書籍，或金平亮三所著的《台灣樹木誌》等；但光復後許多的報告，如《台灣植物

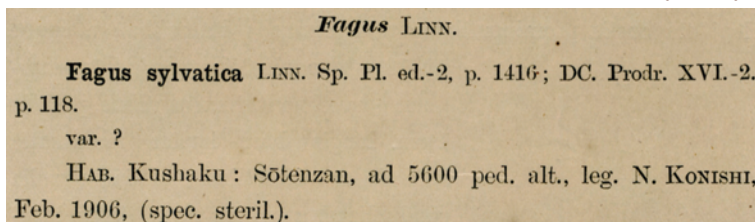


早田文藏（1874～1934）

日本植物學家，曾任職於台灣總督府，負責台灣植物研究工作，1900至1921年間，台灣植物相是他的研究重點。1911年出版《台灣植物圖譜》第1卷，其後陸續出版至第10卷。此間，他所命名的台灣新種植物大約有1,600種，被稱為「台灣植物界的奠基之父」。

收藏於東京大學小石川植物園標本館的早田文藏畫像

A portrait of Bunzō Hayata from the Herbarium of Koishikawa Botanical Gardens, The University of Tokyo



早田文藏初次發表台灣水青岡於「台灣高地植物誌」中。

The first publication of Taiwan beech in *Flora Montana Formosae* by Bunzō Hayata



Fig. 53 *Fagus Hayatae* PALIB. タイワンブナノキ

A 小枝×2/3 B 雄花序 C 雌花 D 同苞を展開す E 雄蕊 F 堅果(拡大)
G 種子(拡大) H 同苞断

(88) *Fagus Hayatae* PALIB. in HAY. Bot. Fl. Formos. (1911) 286; KANEHIRA l.c. 555.
Fagus sp. HAY. Fl. Mont. Formos. (1908) 206.
Very near *Fagus crenata* BL. but distinguishable from it by having much smaller nuts. The distribution of the tree is limited in a small area in Sōsen-zan at 1,300-1,500 m alt. *Distrib.* Endemic. *Jap. name:* Taiwan-buna.

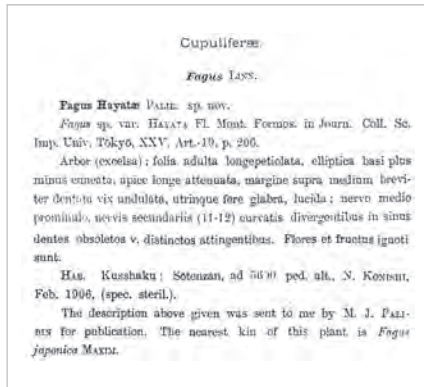
タイワンブナ (Fig. 53) 学名 スワン(樺天山ノキヤム)

落葉喬木、径 75 cm、高さ 13 m に至る。樹冠は截形、樹皮平滑、葉は橢圓形、長さ 5-6 cm、長さ漸尖頭、基部は楔形、葉の上には淺鋸齒、兩面平滑、第一側脈は兩側に 7-10、表面は有溝、裏面著しく凸起す。葉柄は長さ 5 mm、花は單性、實は卵形、長さ 10 mm、外面に太き毛あり。

産地 臺北北峰天山レマンに達する時、学名タボツタ附近海拔 1300-1500 m に於て本樹の群生林あり、ソキ、ヒソバ、ヤマグルマ、ナガエマカサ、ユズリノ等の闊葉樹を伴ふ、この附近よりカシの種類を缺くは奇なり、この他羅東郡南澳客地三星山の東方マツオライにも産す。 分布 固有。

1936年、金平亮三在《台灣樹木誌》中所記載之台灣水青岡特徵及插图。

An illustration and descriptions of Taiwan beech in Formosan Trees (Ryoso Kanehira, 1936)



台灣水青岡新種發表的原始文獻，摘自《Materials for a flora of formosa supplementary: Notes to the Enumeratio plantarum Formosanarum and Flora Montana Formosa, 1911年》
The original description of Taiwan beech (Materials for a Flora of Formosa Supplementary: Notes to the Enumeratio Plantarum Formosanarum and Flora Montana Formosa, 1911)

誌》第2版或一些樹木學課本，都是使用 *Fagus hayatae* Palibin ex Hayata 來命名，這是為了感念早田文藏與 Palibin 在台灣水青岡的發現與命名上的貢獻。不過，根據「國際植物命名規約」的規定，台灣水青岡學名的正確寫法是 *Fagus hayatae* Palibin。

模式標本 植物的命名發表時至少要附上一份「模式標本」，通常這份標本是唯一，且該種植物的描述要以這份標本為準，這樣的發表稱為「模式法」。目前台灣水青岡的模式標本

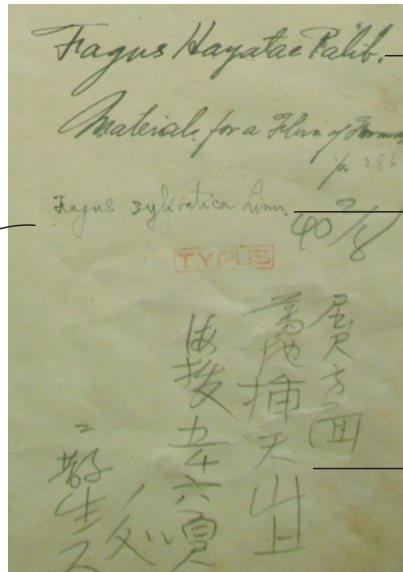
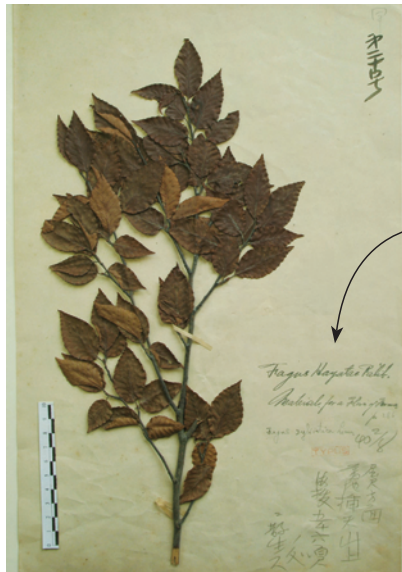
是放置於日本東京大學校本部的總合研究博物館。

現在新種發表 (sp. nov.) 的模式標本都要採集到有花或果的部位；但早期只要有植物體的一部份即可，因此在台灣水青岡新種發表的植物描述上就特別提到沒有花與果。最近台灣大學的謝長富教授的研究室人員至日本將這份模式標本拍照存証，這份模式標本的確只有葉子。同時，在發表的報告中也指出，與台灣水青岡最相近的物種是日本的日本水青岡 (*Fagus japonica*)。

探索台灣水青岡的分布

隨著小西氏的發現，後來國內的學者如台灣大學的蘇鴻傑、謝長富及中興大學的歐辰雄、呂金誠、邱清安等，都對北插天山至拉拉





Fagus hayatae
Palib. — Palibin
的正式命名。

Fagus hayatae
Palib. first named by
Palibin.

Fagus sylvatica
Linn. — 早田文藏
最先認為是歐洲水
青岡的未知變種。

Fagus sylvatica Linn.
first recognized as an
unknown variety of
European beech by
Hayata.

屈尺方面
蕃地插天山上
海拔五千六百尺
之處散生

1906年小西成章首次採集的台灣水青岡模式標本

The type specimen of Taiwan beech collected for the first time by Nariaki Konishi (小西成章) in 1906

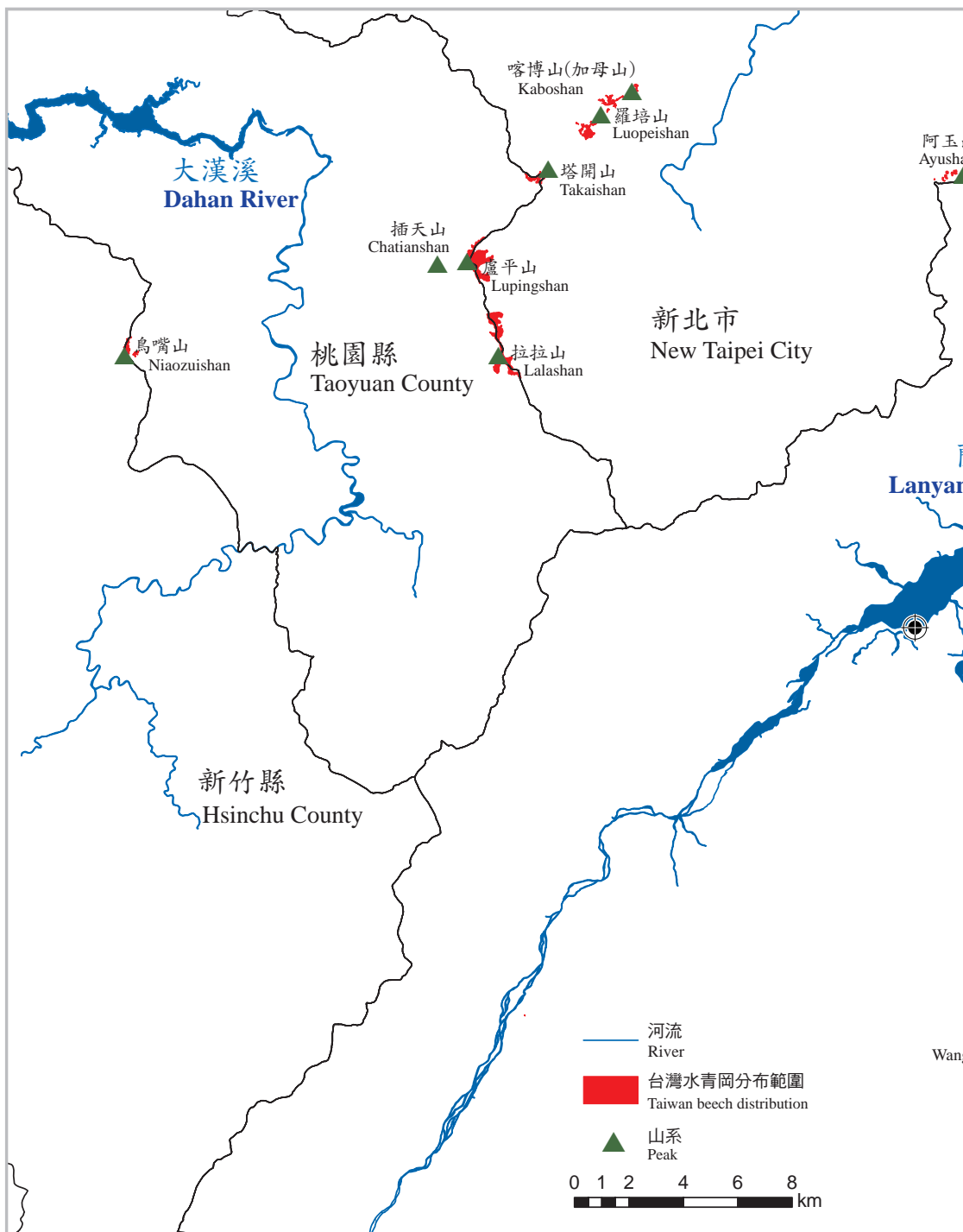
Scatteredly distributed
at an altitude of
5,600 jpaness shaku
of Chatiashan.
(note: jpaness
shaku \approx 0.303030m)

山一帶做了詳細的調查，並估算該區面積有300多公頃。截至1995年，對台灣水青岡的分布僅知道有插天山及拉拉山地區，農委會也同時將該區域劃為「插天山自然保留區」，並將本種公告為「文化資產保存法」的珍貴稀有植物進行嚴格保育。

阿玉山 1998年，阿玉山西峰發現有零星的水青岡與闊葉樹混生。

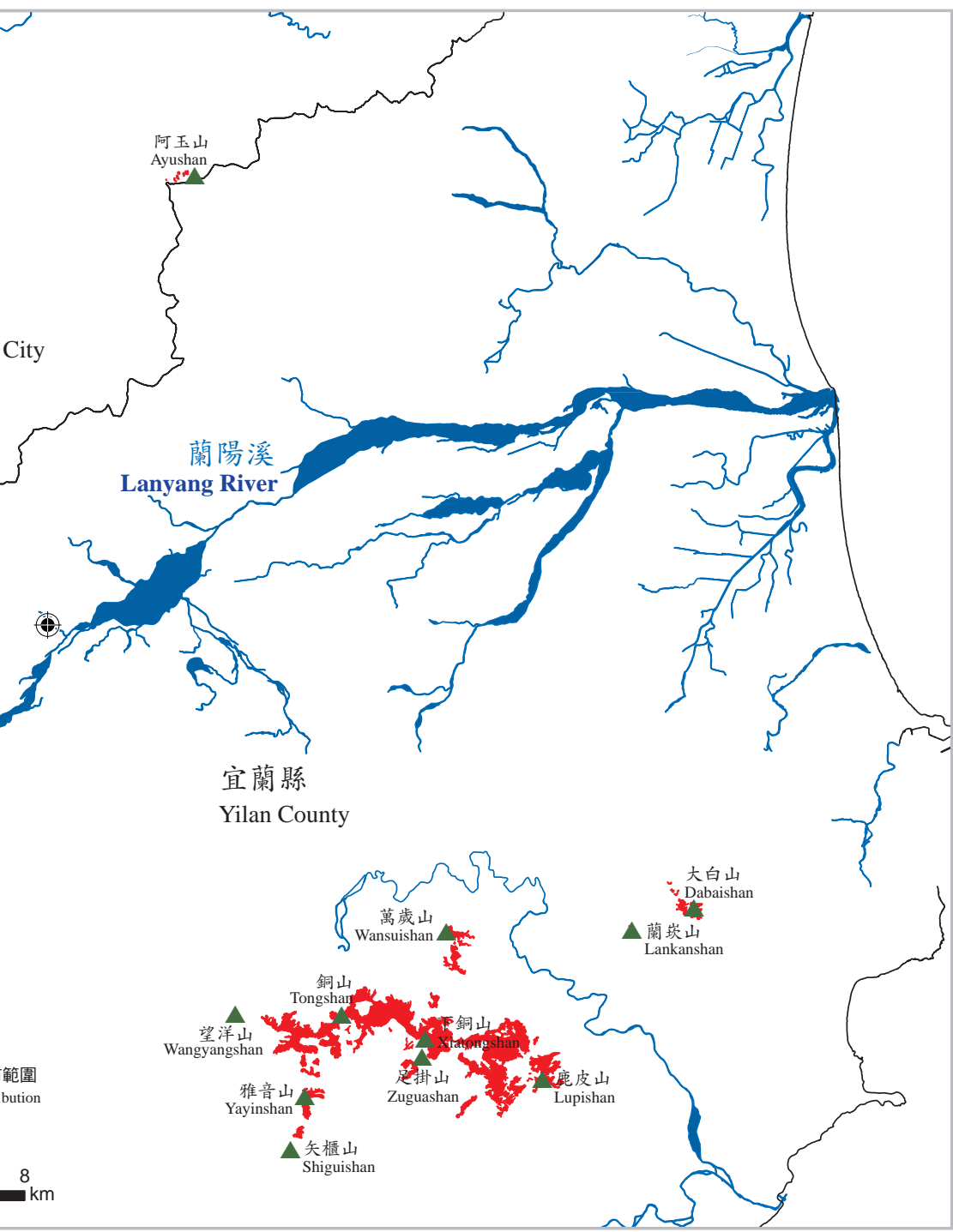
鳥嘴山 2003年10月10日，中興大學廖天賜與翁仁憲在新竹縣尖石鄉的鳥嘴山三角點（海拔1,748公尺）附近，看到大片高聳雄偉的台灣水青岡植物社會。這一片台灣水青岡則散布於鳥嘴山的三角點至附近主稜，面積總共約6公頃，計數約有台灣水青岡200餘株。

銅山地區 對於銅山附近的區域，早在1936年金平亮三描述三星山以東的矢櫃（即翠峰湖以東的望洋山至銅山之間）的稜線有大面積



台灣水青岡之分布圖 Distribution of Taiwan beech forests





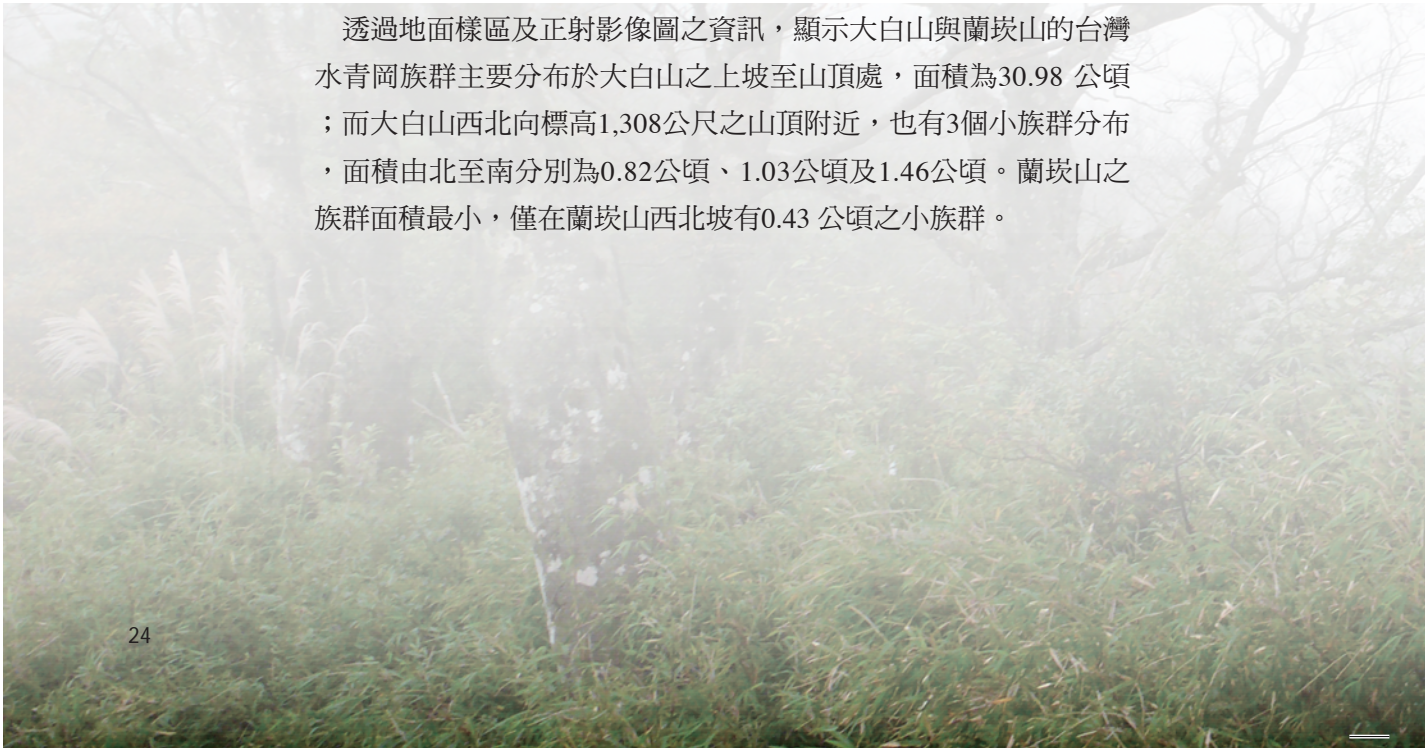


的台灣水青岡純林。由於三星山並無台灣水青岡存在，以致大多數之學者在三星山遍尋不得後，便忽略了這份報告。直至1998年，羅東林區管理處與宜蘭大學陳子英的調查，才重新證實該區台灣水青岡的存在。

本區之台灣水青岡係分布於望洋山至銅山、下銅山之稜線，並延伸至鹿皮山附近。經調查後，面積共約1,154公頃，目前被認為是國內最大的台灣水青岡原始林。本區與插天山地區為台灣島上「夏綠林」的主要分布地區，有趣的是，銅山地區的水青岡徑級較插天山地區者為大，原因尚不清楚。

大白山及蘭崁山 大白山及蘭崁山標高分別為1,369公尺及1,477公尺，行政區劃上屬於宜蘭縣南澳鄉，在此區的發現始於林務局的「國家植群多樣性調查及製圖計畫」的執行；正射影像圖判讀上；發現疑似台灣水青岡的族群，在2006年10月期間，由國立宜蘭大學團隊前往勘查，發現新的台灣水青岡族群。

透過地面樣區及正射影像圖之資訊，顯示大白山與蘭崁山的台灣水青岡族群主要分布於大白山之上坡至山頂處，面積為30.98 公頃；而大白山西北向標高1,308公尺之山頂附近，也有3個小族群分布，面積由北至南分別為0.82公頃、1.03公頃及1.46公頃。蘭崁山之族群面積最小，僅在蘭崁山西北坡有0.43 公頃之小族群。



夏綠林

由落葉闊葉樹所組成的森林，又稱「落葉闊葉林」。落葉闊葉林於春天花開、冒新芽，秋天葉黃，冬天時葉落僅餘枝條，只有夏天時葉綠滿枝，故有「夏綠林」之名。是溫帶海洋性氣候以及溫帶季風性氣候下的植被類型。



台灣水青岡森林的春夏秋冬
Four seasons in Taiwan beech forests



世界的水青岡與水青岡森林

陳子英／編撰

水青岡屬植物遠自古新世就出現在地球上，數千萬年過去，目前僅有10~13個種類分布於歐洲、美洲及亞洲。水青岡不僅與人類生活息息相關，也成為冰河後子遺植物退卻方式的最好研究素材。不過，不同地區的水青岡命運大不相同，有些種類的水青岡分布遼闊、森林自然更新狀況良好，有些種類卻因為氣候變暖，退遷到山頂上，成為零星分布、更新不佳的瀕危物種。

水青岡屬植物的分類

在1735年，瑞典植物分類學家林奈（Carl van Linné）為水青岡屬命名為「*Fagus*」，將歐洲的水青岡命名為歐洲水青岡（*Fagus sylvatica* Linn.），並以該種為屬的模式種。

水青岡的名稱源自希臘和羅馬，「Phagos」在希臘文是「貪吃」的意思，「*Fagus*」（水青岡屬）在羅馬指的是水青岡樹，文意為「可食用的堅果」。在羅馬時期，人們在有堅果和水青岡果實的森林裡飼育豬，*silvae*（*sylvatica*）指的就是一般的野生森林。水青岡屬植物廣布於歐、美、亞大陸之溫帶地區，數量多，常與槭樹屬（*Acer*）、椴樹屬（*Tilia*）、櫟屬（*Quercus*）、鵝耳櫟屬（*Carpinus*）、樺木屬（*Betula*）等落葉樹種形成溫帶落葉林，其木材常被製成工具手柄、地板及家具等。

水青岡的種類 水青岡屬植物普遍分布北半球溫帶地區，沈中桴博士1992年所完成之全世界水青岡屬植物專論，將水青岡屬植物分為13種，但是目前廣泛被討論的分類群有10個，其主要分布區域及水青岡種類如下表。

全世界的水青岡分類群一覽表 (修改自沈, 1992)

The list of *Fagus* taxa used in this text (modified from Shen, 1992)

主要分布區域 Main distribution area	沈中桴博士之水青岡分類群 Dr.shen's view	廣泛被討論的分類群 General view
歐洲 Europe	歐洲水青岡 (<i>F. sylvatica</i>) (註：東方水青岡 (<i>F. orientalis</i>) 被併為同一種。)	歐洲水青岡 (<i>F. sylvatica</i>) 東方水青岡 (<i>F. orientalis</i>)
美洲 America	美洲水青岡 (<i>F. grandifolia</i>) (註：墨西哥水青岡 (<i>F. mexicana</i>) 被併為同一種。)	美洲水青岡 (<i>F. grandifolia</i> subsp. <i>grandifolia</i>) 墨西哥水青岡 (<i>F. grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>)
日本 Japan	圓齒水青岡 (<i>F. crenata</i>)	圓齒水青岡 (<i>F. crenata</i>)
	日本水青岡 (<i>F. japonica</i>)	日本水青岡 (<i>F. japonica</i>)
	岡本水青岡 (<i>F. okamotoi</i>) (註：只有標本，野外沒有族群)	
中國 China	米心水青岡 (<i>F. engleriana</i>) 平武水青岡 (<i>F. chienii</i>)	米心水青岡 (<i>F. engleriana</i>) (註：平武水青岡 (<i>F. chienii</i>) 被併為同一種。)
	長柄水青岡 (<i>F. longipetiolata</i>) 短柄水青岡 (<i>F. brevipetiolata</i>) 畢節水青岡 (<i>F. bijiensis</i>) 天台水青岡 (<i>F. tientaiensis</i>)	長柄水青岡 (<i>F. longipetiolata</i>) (註：短柄水青岡 (<i>F. brevipetiolata</i>)、 畢節水青岡 (<i>F. bijiensis</i>)、天台水青岡 (<i>F. tientaiensis</i>) 被併為同一種。)
	巴山水青岡 (<i>F. hayatae</i> subsp. <i>pashanica</i>)	巴山水青岡 (<i>F. hayatae</i> subsp. <i>pashanica</i>)
	亮葉水青岡 (<i>F. lucida</i>)	亮葉水青岡 (<i>F. lucida</i>)
	台灣 Taiwan	台灣水青岡 (<i>F. hayatae</i> subsp. <i>hayatae</i>)



歐洲水青岡 (攝於捷克)
Fagus sylvatica (photo in West Czech)



美洲水青岡 (攝於美國新罕布爾州)
Fagus grandifolia (photo in White Mountain,
New Hampshire, U.S.A)



圓齒水青岡 (攝於日本)
Fagus crenata (photo in Japan)



長柄水青岡 (攝於廣東南嶺)
Fagus longipetiolata (photo in Nanling, China)



台灣水青岡 (攝於台灣銅山)
Fagus hayatae subsp. *hayatae* (photo in Tongshan, Taiwan)



巴山水青岡 (攝於湖北神農架)
Fagus hayatae subsp. *pashanica* (photo in Shennongjia, Hubei Province, China)

台灣水青岡可再區分成2個分類群，分別為台灣水青岡 (*F. hayatae* subsp. *hayatae*) 與產於中國的另一亞種巴山水青岡 (*F. hayatae* subsp. *pashanica*)，2分類群之區別在後者葉較大，且殼斗之梗較長。台灣為本屬植物在北半球分布的南緣。

本屬的植物都屬於闊葉樹，高大且雌雄同株的落葉性喬木。但在樹形上可分為「單幹」與「叢生的多梗」2種類型。大多數的水青岡植物都屬於單幹，台灣水青岡也屬於本型。叢生的多梗類型，其樹皮比單幹的水青岡粗糙，且顏色較深，這類型的水青岡只有日本





巴山水青岡（右）的葉較台灣水青岡（左）為大，且果梗也較長。
Fagus hayatae subsp. *pashanica* (right) with larger leaves and longer pedicel than *Fagus hayatae* subsp. *hayatae* (left).

的日本水青岡、岡本水青岡及中國的米心水青岡等3種。多梗的水青岡即使林下矮竹較多，也都能更新良好。歐洲高海拔附近的歐洲水青岡，則因為雪壓的關係，形成叢生的多梗類型，而日本的圓齒水青岡和美洲水青岡也會在惡劣的環境下形成多梗類型。

本屬之下的分群，可以用葉片指數（長／寬比值）與側脈來做區分：美洲水青岡類群（米心水青岡、日本水青岡、美洲水青岡），



大巴山的巴山水青岡、台灣的台灣水青岡及日本筑波山的圓齒水青岡（由左而右），其樹幹為單幹型態。

Single-stem type of *Fagus hayatae* subsp. *pashanica* in Dabashan, China, *F. crenata* in Mt. Tsukuba, Japan and *F. hayatae* in Tongshan, Taiwan



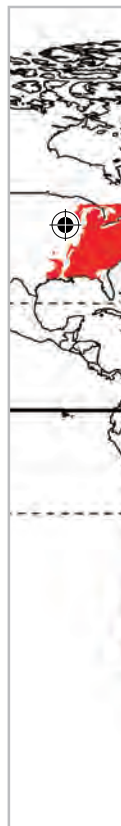
大巴山的米心水青岡，其樹幹為叢生的多梗類型。
Fagus engleriana in Dabashan, China is clustering multi-stem type.

葉窄且葉脈對數多（約11～16對）；歐洲水青岡類群（台灣水青岡、巴山水青岡、歐洲水青岡、圓齒水青岡），葉略寬且葉脈少（約6～12對）。台灣水青岡側脈對數為6～11對，正好屬於後面一群。

水青岡的地質紀錄

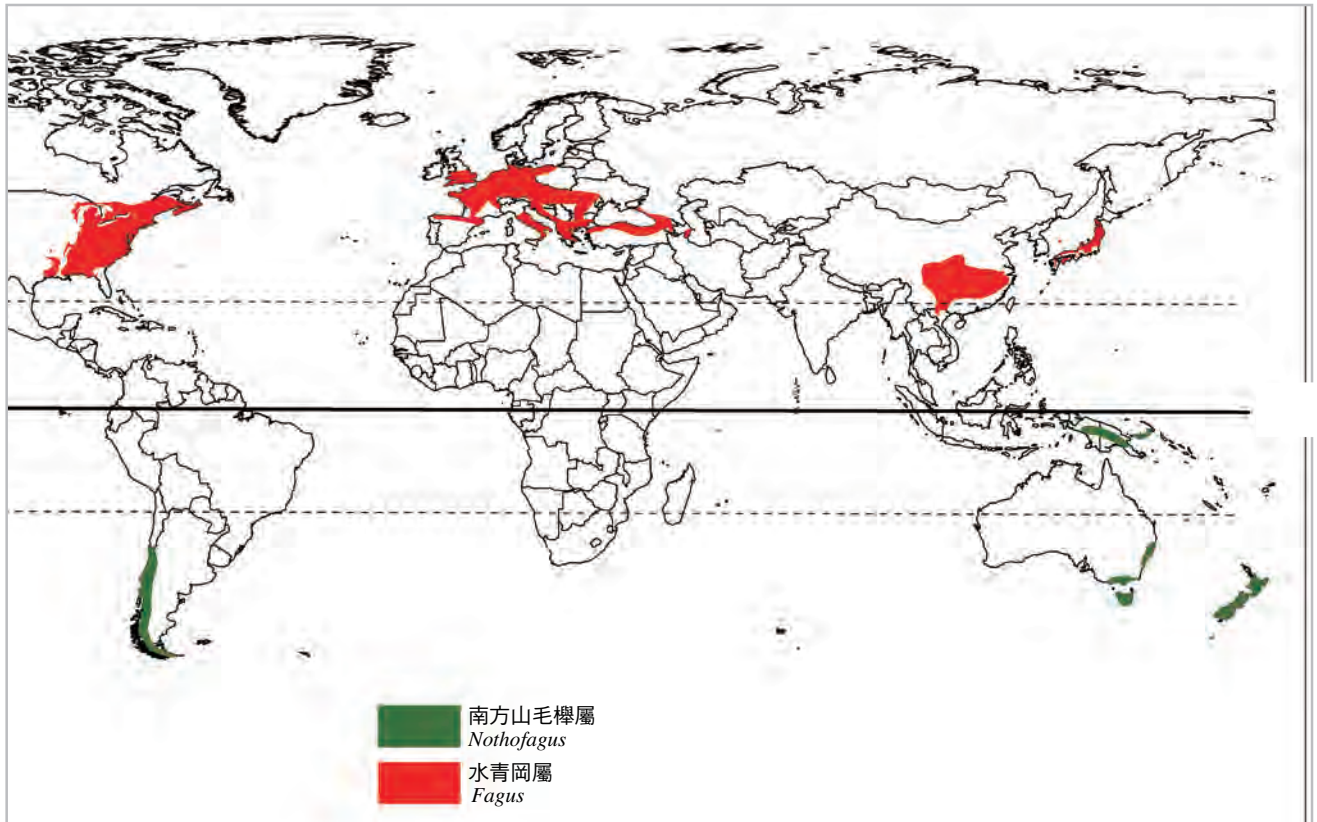
在地質史上，水青岡屬植物有過廣泛的分布。在北美、歐洲、日本和中國，被發現和記錄的化石計有26種。依據可靠的化石證據，推測水青岡屬起源的時間可能是古新世早期。至於跟它很相近，分布在南半球的南方山毛櫸屬（*Nothofagus*）則早在白堊紀就出現了。

產於中國遼寧省的撫順，屬於始新世植物的中國水青岡（*Fagus chinensis* Li）化石是中國最早的水青岡屬化石，也是世界上最早、最可靠的水青岡屬植物化石。在水青岡屬中，它的近緣種是分布於歐洲的歐洲水青岡和分布於美洲的美洲水青岡。





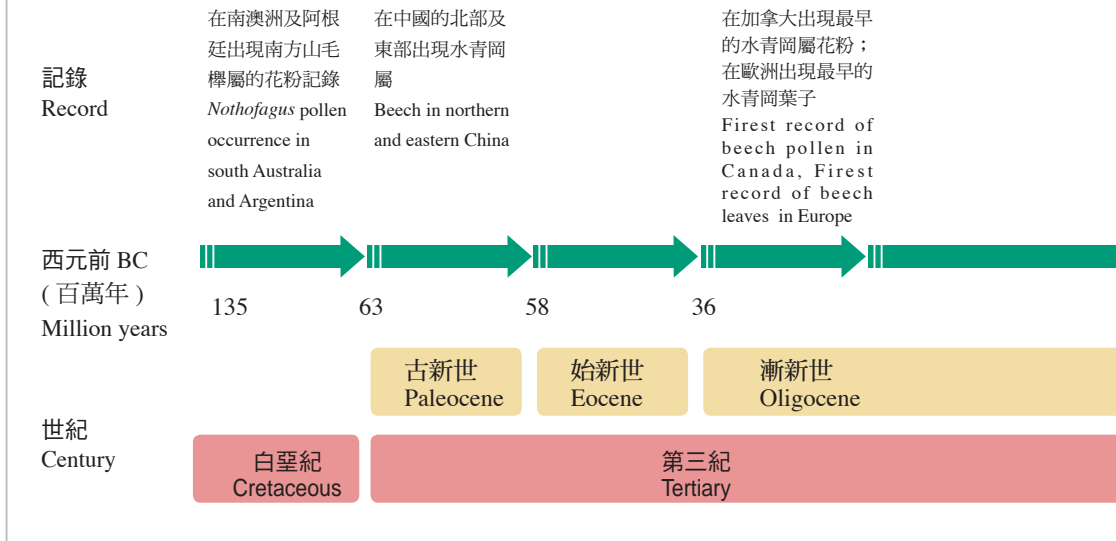
左為米心水青岡，右為巴山水青岡。米心水青岡的葉背有毛，巴山水青岡則無。
 (Right) Dorsal hairy in *Fagus engleriana*, (Left) Hairless in *Fagus hayatae* subsp. *pashanica*



現今水青岡屬與南方山毛櫸屬在世界上的分布 (修改自 Peter, 1977)
 The distribution of *Fagus* and *Nothofagus* species in the world (modified from Peter, 1977)

南方山毛櫸屬與水青岡屬出現的時間尺度與主要的記錄

The timetable for the occurrence of *Nothofagus* and *Fagus* spp.

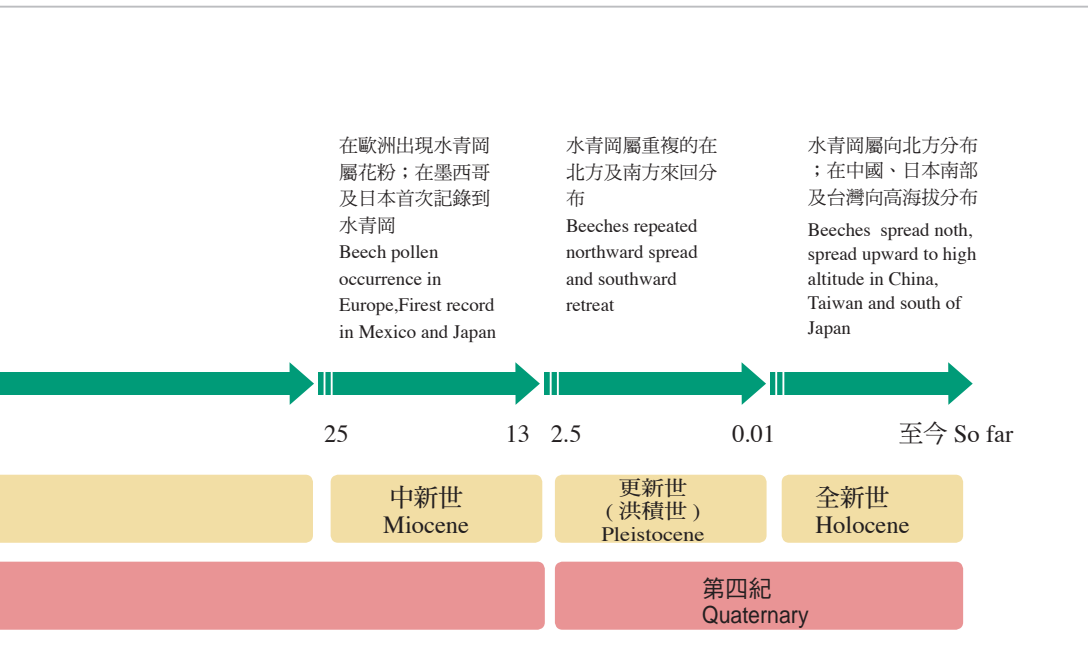


(摘自Peter, 1977再加以整理) (modified from Peter, 1977)

最早出現在美洲、可靠的水青岡屬植物化石，是出現於加拿大漸新世早期的*Fagus granulatcz*，水青岡屬植物最早出現於歐洲的時間是漸新世中期。

水青岡的冰河歷險

在第四紀的更新世，4~5次寒冷的冰河時期與溫暖的間冰期，反覆影響整個水青岡屬植物的分布範圍。在冰河期間，水青岡從北方往南遷移，找到適當的避難所繼續生存。冰河消退後的間冰期，氣候變暖，水青岡北返回到原棲所，或往避難所附近較高海拔地方移動。



Beech
upwa
China
Japan

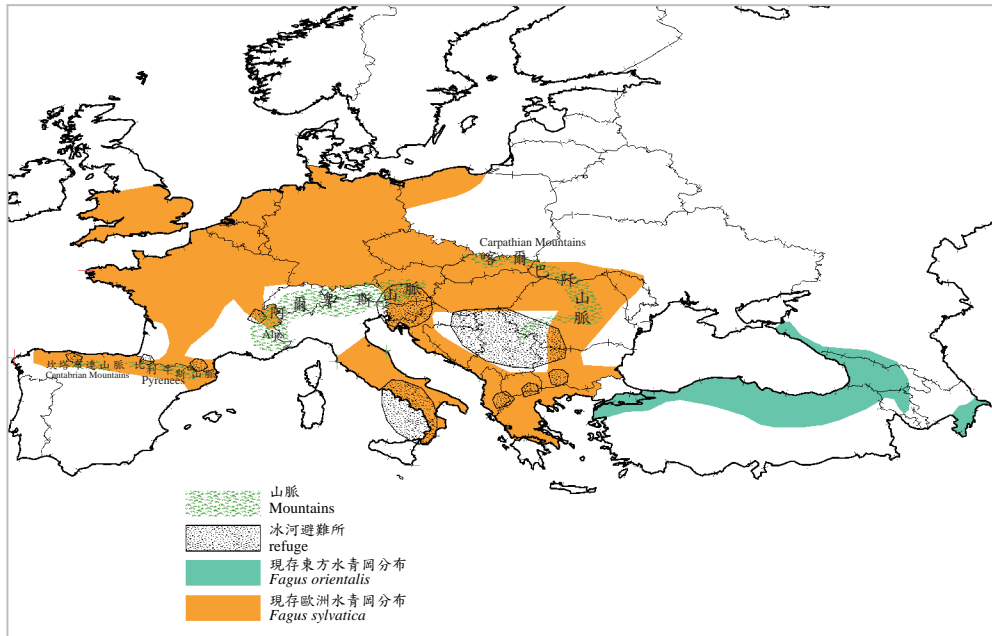


更新世最後一次冰河之後的全新世，也就是一萬多年前至今，冰河退卻，地球氣候變暖，歐洲、美洲及亞洲的水青岡屬植物又紛紛開始遷移。

歐洲的水青岡 6,000年~11,000年前，歐洲水青岡再次由巴爾幹半島、阿爾卑斯山及伊比利半島向北傳播了1,200公里，每年的平均散播速率200~300公尺之間；由於歐洲水青岡30年生就會開花結果，而果實傳播可達6~9公里，因此與每年200~300公尺的種子傳播速度是相近的。

水青岡森林會受到人類的干擾。在9,000~10,000年前之間，歐洲和亞洲的水青岡森林就受人類的伐採。歐洲地區早期會砍伐櫟樹改種歐洲水青岡，例如在西歐的低地，7,000年前時櫟樹花粉減少，





歐洲水青岡在最後一次冰河過後，從冰河避難所往外擴張到目前的分布範圍。(修改自 Donatella Magri, 2008)
 After the last ice age, *F. sylvatica* expanded from its glacial refuges to the current distribution. (modified from Donatella Magri, 2008)

而水青岡花粉增加。在英格蘭，也可發現相同的現象，約在5,000年前，長時間的去除椴樹，並種植人類偏好的光臘樹、水青岡與櫟樹，導致水青岡和櫟樹的增加。此外，如挪威的Beogen地區在1,500年前栽植了歐洲水青岡，也使得歐洲水青岡向北延伸。

美洲的水青岡 在美洲東部，美洲水青岡在16,000~9,000年前之間，向北覆蓋了1,400公里，平均每年向北延伸150公尺。然而也可發現有些鳥類如歐洲的松鴉和美洲的藍松鴉會貯存和傳送水青岡的種子，因此可將水青岡帶到更北的北方。

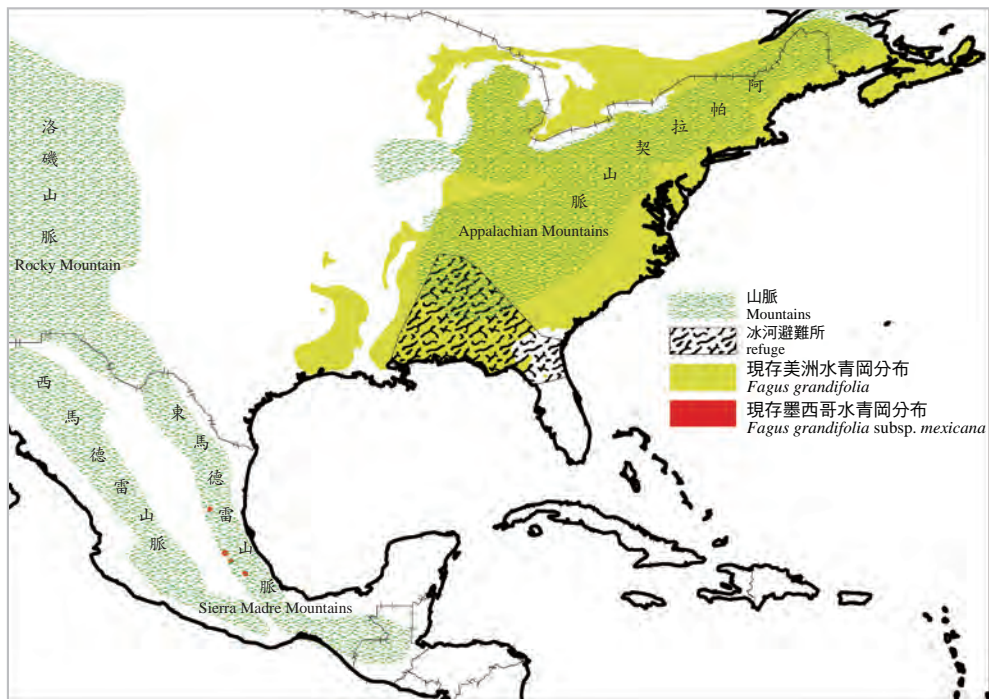
美洲水青岡在16,000年前開始由避難所向北延伸，比歐洲提早了

幾千年，而在9,000年前到達目前的位置，然後緩慢的向北擴張；基本上在7,000年前分布已呈現穩定的狀態，不再向北邊擴張。

美洲水青岡在美洲各地散播的速率是不相同的，例如密西根州和威斯康辛州花粉資料顯示，9,000~7,000年前和5,000~4,500年前之間是散布速率較快的二個時期，但其他時期則沒有明顯的擴展。

日本的水青岡 在日本，圓齒水青岡在17,000年前開始由北緯38°以南的避難所向北擴張；在14,000~10,000年前之間擴展迅速，並於此時到達北海道南部。

在日本的本州東北部，圓齒水青岡的擴展速度為每年平均約60~

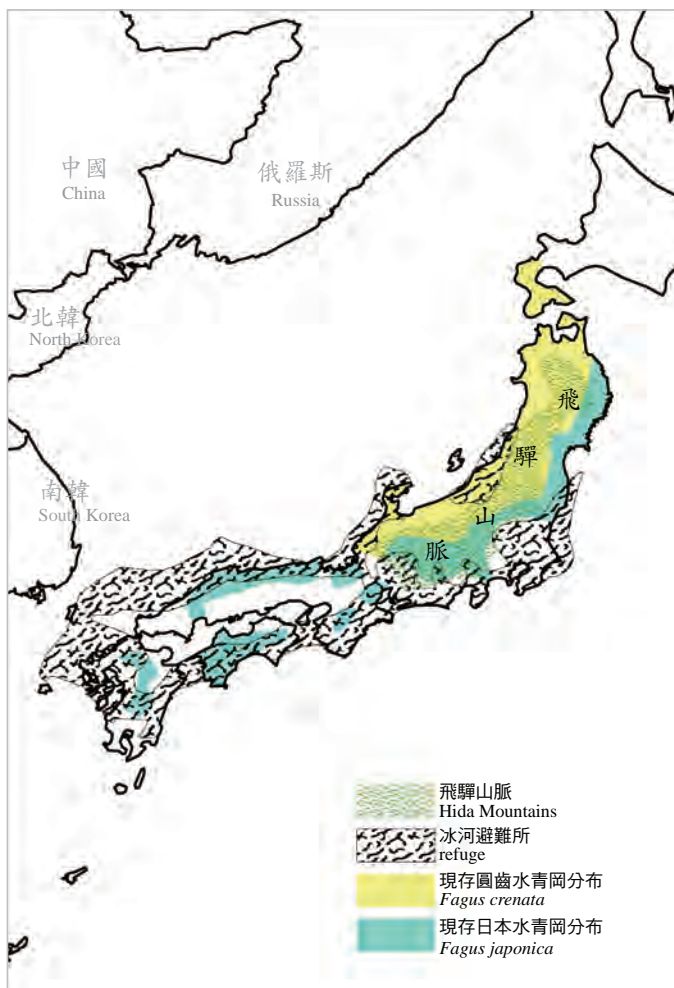


美洲的水青岡在冰河時期的避難所及目前分布範圍。(修改自 Peter, 1977)

The refuges of *Fagus* spp. during the last ice age in eastern America, and their current distribution. (modified from Peter, 1977)

230公尺，但在北海道則減少到20公尺，圓齒水青岡在2,500年前到達目前北邊的界線。而在日本海一側低海拔地區，早期水青岡是與常綠的櫟屬和槲木屬形成共優勢種，但目前已形成人工林或農地，顯示日本的水青岡森林也受到人為的影響。

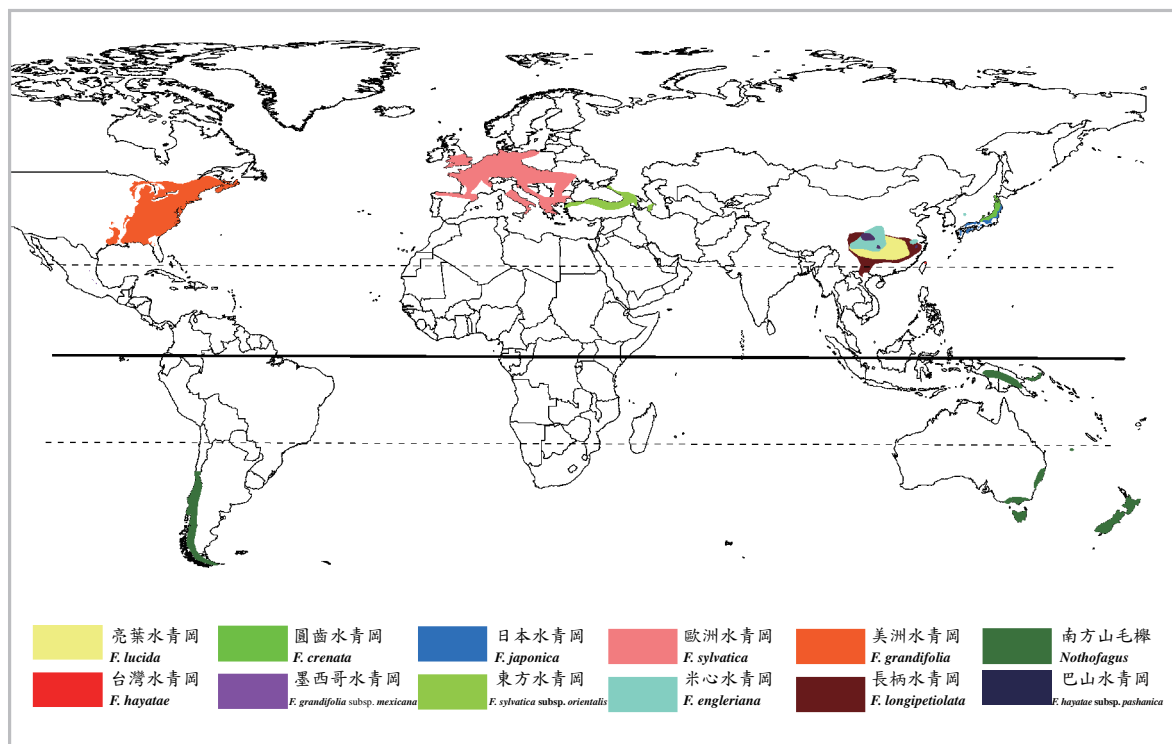
中國的水青岡 在中國，水青岡屬植物於7,000~10,000年前出現在



日本的水青岡在冰河時期的避難所及目前分布範圍。(修改自 Peter, 1977)

The refuges of *Fagus* spp. during the last ice age in Japan, and their current distribution. (modified from Peter, 1977)

渤海地區（北緯38°），這個花粉的位置比目前的水青岡位置更北方。但可能是氣候較冷較乾，或人類的影響，導致之後的水青岡不再出現於渤海地區；而在冰河期過後，中國的水青岡反而退縮到北緯35°以南的幾個山頭，甚至在台灣也退縮到海拔1,300~2,000公尺的東北部山區。



水青岡屬植物及南方山毛櫸的世界分布圖

The distribution of *Fagus* and *Nothofagus* spp. in the world.



冬天的巴山水青岡（攝於大巴山，中國）
The winter scenery of *Fagus hayatae* subsp. *pashanica*



長柄水青岡（攝於福建，中國）
Fagus longipetiolata

綜合水青岡屬植物在全新世時期的世界分布模式：在最後的一次冰河期時，美洲、歐洲及日本的水青岡都是集中在南部幾個小的避難所，冰河期後的短時間內（約1萬至1萬3千年內），這些水青岡植物由避難所向北擴展，並分布到目前的位置；至於中國與台灣的水青岡，在過去冰河期時，多分布於山地或部分平地，但在冰河結束後往海拔高的地方遷移，最後子遺在目前中低海拔的幾個山頭上。

現今水青岡的全球分布

綜觀地球上現存的水青岡屬植物，歐洲水青岡分布於較北方，其北端可達北緯近60°的挪威；日本、南歐及美國的水青岡則次之，分布於北緯45°~33°之間的山地及平地；至於中國、台灣與墨西哥的水青岡，則分布於低緯度的山地。其中，歐洲水青岡、美洲水青岡以及日本的圓齒水青岡除了分布於山地的族群之外，亦是當地低山、平地的優勢種。

美洲的水青岡 美洲水青岡生長在加拿大東南部省份和美國東部的大半，它的範圍從北方的緬因州向南延伸到佛羅里達州北部，東從大西洋海岸向西分布到威斯康辛州、密蘇里州和德州東部。儘管它曾經分布到更西側的地方，過去在冰期也在加州出現過，但目前除了一些在墨西哥的零星分布外，美洲水青岡侷限分布於美國東部和加拿大東南部。（見P.23圖）



美洲水青岡在秋天的黃葉（攝於美洲）
The autumn scenery of *Fagus grandifolia*

美洲水青岡常與其他落葉或常綠的物種生長在混合林，但也有一些相當大的純林發生在阿帕拉契山脈，特別是在北卡羅萊納州。它的一些主要伴隨物種有糖楓、黃樺木、美國椴木、黑櫻桃、東鐵杉、東白松、紅雲杉、楓香、南玉蘭、光蠟樹、幾種山核桃和橡樹。水青岡被美國林業協會列為16種重要的經濟樹種之一。

歐洲的水青岡 歐洲水青岡的分布範圍北邊從瑞典南部，甚至分布到挪威南部的一些偏僻的地方；南邊到義大利中部，向西到法國、



美洲水青岡秋冬一景
(攝於美國·新罕布爾州·白山)。
The autumn scenery of *Fagus grandifolia*



英國的英格蘭南部、伊比利半島的葡萄牙北部及西班牙中部，往東到土耳其東北部，在那裡與東方水青岡混生在一起，再往東則被其取代。（見P.34圖）



歐洲水青岡森林的秋天一景（攝於斯洛伐克）
The autumn scenery of *Fagus sylvatica*

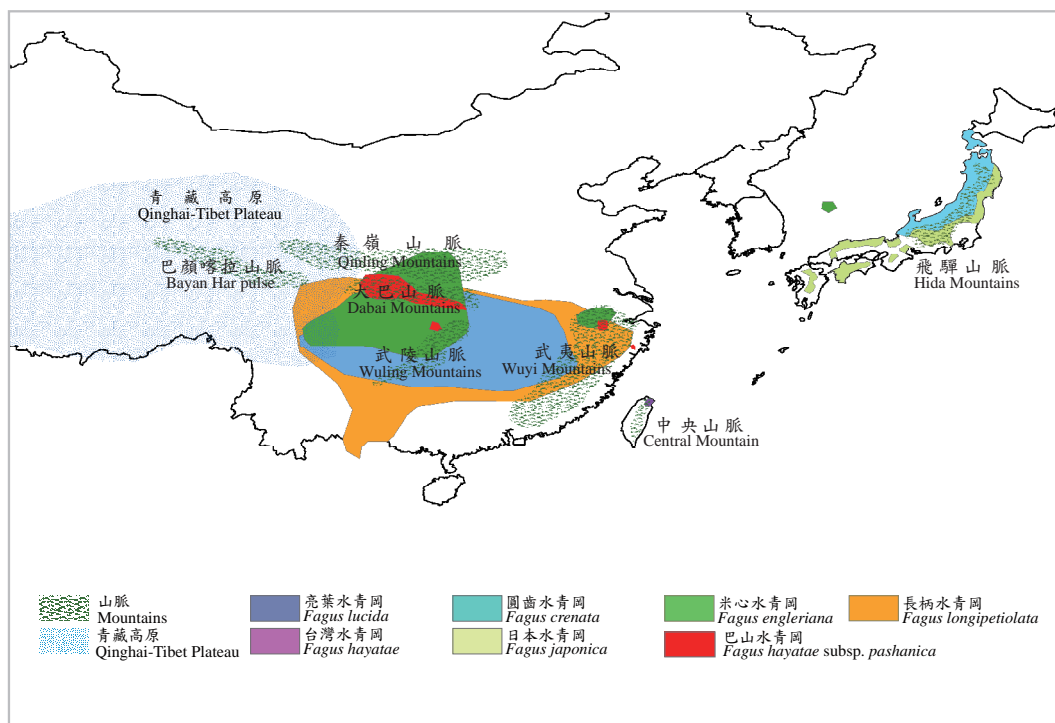
在其分布範圍的南側，也就是地中海地區的周邊，它只在海拔600~1,800公尺的山區森林生長

。而在挪威的海洋性氣候下生長良好，則可往北一直分布到特隆赫姆（Trondheim）。在英國則分布於英格蘭南部，但可能是6,000年前才進入。

亞洲的水青岡 亞洲的水青岡屬植物是較多樣化的——日本有2種水青岡，中國有4種水青岡，台灣與韓國鬱陵島則各有1種水青岡。

日本的阿爾卑斯山（飛驒山脈）在冬季時擋住了西方吹來的冷空氣，使日本海一側降下大量的積雪，由於圓齒水青岡能耐受大量的積雪，因此多分布於西側；而日本水青岡不耐大量的積雪，因此多分布於太平洋一側。圓齒水青岡除了可分布於南邊的四國、九州的山地外，也分布於本州島和北海道的南部。在本州島上，圓齒水青岡是日本中緯度地區主要的落葉闊葉林組成，而且是從低到中海拔都以該物種為主要優勢的落葉闊葉林。（見P.36圖）

南韓鬱陵島的米心水青岡與中國的米心水青岡是同一物種，應是過去冰河期後，從中國分布到該島；米心水青岡也分布於該島的山地。（見P.42圖）



亞洲水青岡屬植物現存的分布範圍（修改自 Peter, 1977）
 The present distribution of *Fagus* species in Asia (modified from Peter, 1977)

中國有4種水青岡，分布北界不越過秦嶺，南界不超過越南。這主要是在600~700萬年前青康藏高原的隆起後，使得中國氣候改變，東邊形成較乾旱、以櫟樹為主的溫帶落葉林（秦嶺以北）和較溼潤的亞熱帶常綠闊葉林，水青岡主要分布在南亞熱帶（暖溫帶）地區的亞熱帶常綠闊葉林帶的山地，如米心水青岡分布在北邊及浙江東邊的山地，亮葉水青岡則分布於較南邊；長柄水青岡可廣泛分布於越南的山地、福建到中緯度地區，算是分布最廣的水青岡。但目前因處於間冰期的緣故，氣候溫暖，水青岡多分布於山區，而較少分布於低地。

至於台灣水青岡，除了分布於台灣東北部的中海拔山地，而其亞種巴山水青岡則分布於湖北的七姊妹保護區、神農架保護區、浙江的天目山、貴州、四川、湖南及甘肅等地，雖分布廣泛，但多成零星分布。這幾種水青岡都受制於亞洲的季風氣候，分布於夏季有太平洋氣流與冬季有季風的地區，這個區域氣候並不嚴寒，但全年極為潮濕。



水青岡森林在歐亞與北非大陸植群水平地帶序列的不對稱分布 (修改自張新時, 2007)
 The asymmetric distribution of beech forest in horizontally parallel sequence of Eurasian and North Africa mainland vegetation (modified from Zhang, 2007)



長柄水青岡及巴山水青岡與常綠樹種混合的老齡林。（攝於湖北神農架，中國）

Fagus longipetiolata, *F. hayatae* subsp. *pashanica*
and old growth forest mixed with evergreen species

在分布範圍南緣的台灣地區，台灣水青岡就生長在冬季東北季風影響最大的東北區中海拔山頂區域，因此冬季極為潮濕，甚至會有數日下雪的氣候。

水青岡森林的伴生物種與樣貌

除了歐洲水青岡，大部份水青岡僅出現在潮濕到過濕的氣候條件中。在歐洲，歐洲水青岡出現在海洋氣候區，是與其他水青岡屬植物的不同氣候類型，但與美國東北方的針闊葉混合林的氣候類似。

水青岡屬植物分布在一個廣泛的溫度和溼度範圍，不同水青岡森林裡的物種之間有很大的重疊。因此，從較冷一端的針葉林到較溫暖一端的常綠闊葉林之間，水青岡森林裡的伴生物種可能會有類似的樹種共同出現。

世界的水青岡屬植物主要分布在泛北極植物區系，伴生的科主要仍以泛北極植物區系的科為主，如松科、木蘭科、樟科、八角茴香科、殼斗科、山茶科、榆科、薔薇科、杜鵑花科、安息香科、四照花科、槭樹科、胡桃科、五加科等溫帶性植物，至於熱帶性的桑科及大戟科、桃金娘科、棟科則僅佔少數。

水青岡的伴生物種 然而，在三個洲中伴生的物種和科屬也有許多的差異，例如歐洲地區佔的物種最少，主要仍以冷溫帶及溫帶的成份為主。美洲除了跨越冷溫帶及溫帶的成份外，亦含有部份亞熱帶

的成份，在溫帶的成份中，物種數量也比歐洲的物種多。這可能是因為過去的冰河對歐洲造成較大之影響，同時冰河北退的時間也較晚；使得歐洲伴生的物種較少。至於亞洲地區的中國及日本地區，由於冰河的影響不大，因此其物種數遠高於美洲及歐洲；此外也伴生有許多孑遺的科屬，例如山柳科、安息香科的安息香屬、薔薇科的石楠屬、連香樹科等。

在緯度的分布梯度上，低緯度的植物一般以闊葉樹為主，中緯度是落葉闊葉樹，到了中高緯度是落葉闊葉樹和常綠針葉樹混合，高緯度則形成常綠針葉樹為主的北方針葉林，其中也混有一些落葉針葉樹。

水青岡與伴生物種的競爭 在水青岡的伴生物種而言，美洲水青岡、歐洲水青岡和日本的圓齒水青岡在北邊會與常綠針葉樹相混合，而中緯度則與落葉樹相混合。歐洲地區是缺少常綠闊葉樹的。而美洲相對於亞洲而言，常綠闊葉樹的數量也較少，這可能是墨西哥暖流經過，使得美洲東部相較於亞洲東部較為乾旱，較適合落葉闊葉樹的生長之故。至於中國與台灣的水青岡，除了與落葉闊葉樹混合外，亦多與常綠闊葉樹混生。

歐洲地區的水青岡森林多樣性，相較於美洲或亞洲，都呈現較低的趨勢，在美洲的南邊與中國的南邊，常綠闊葉樹的比例相較於歐洲、美洲北邊和中國、日本的北邊都是較高的；但此多樣性豐富的水青岡森林中，水青岡的競爭能力卻是遠不及其伴生種。

在中緯度的3種水青岡，除了分布於山地外，亦分布於平地，並在歐洲、日本、美洲東部當地形成優勢或共優勢植群。在競爭上，

落葉的水青岡似乎比其他落葉樹種優勢或可以相抗衡。但在中國及台灣，水青岡除了要跟落葉闊葉樹競爭外，也遇上許多樟科、殼斗科的常綠闊葉樹，此外加上林下的矮竹，因此較少分布於低海拔平地，而是分布於山頂地區，並形成鑲嵌狀的分布，明顯在競爭上呈現劣勢。

上層以水青岡為優勢樹種的森林組成 (修改自 Peter, 1977) The composition of major dominant species in beech forest (from Peter, 1977)		
I. 水青岡 & 常綠針葉樹 Beech & Evergreen conifers		
美洲水青岡 <i>Fagus grandifolia</i>	加拿大鐵杉 <i>Tsuga canadensis</i>	北美 North America
歐洲水青岡 <i>Fagus sylvatica</i>	冷杉、東方雲杉 <i>Abies kawakamii, Oriental spruce</i>	土耳其 Turkey
歐洲水青岡 <i>Fagus sylvatica</i>	歐洲冷杉、歐洲雲杉 <i>Abies alba, Picea abies</i>	歐洲 Europe
圓齒水青岡 <i>Fagus crenata</i>	日光冷杉 <i>Abies homolepis</i>	日本 Japan
II. 水青岡 & 落葉闊葉樹 Beech & Deciduous broad-leaved		
美洲水青岡 <i>Fagus grandifolia</i>	糖楓 <i>Acer saccharum</i>	北美 North America
歐洲水青岡 <i>Fagus sylvatica</i>	無柄花櫟、橡樹、落葉的槭樹類植物 <i>Quercus petraea, Quercus robur, Acer spp.</i>	歐洲 Europe
圓齒水青岡 <i>Fagus crenata</i>	日本水青岡、蒙古櫟 <i>Fagus japonica, Quercus mongolica</i>	日本 Japan
米心水青岡 <i>Fagus engleriana</i>	巴山水青岡、孛孛櫟 <i>Fagus hayatae subsp. pashanica, Quercus aliena</i>	中國 China
III. 水青岡 & 常綠闊葉樹 Beech & Evergreen broad-leaved		
美洲水青岡 <i>Fagus grandifolia</i>	墨哥饒櫟 <i>Quercus octoteaefolia</i>	墨西哥 Mexico
亮葉水青岡 <i>Fagus lucida</i>	鐵錐樹、石櫟屬 <i>Castanopsis lamontii, Lithocarpus</i>	中國 China
長柄水青岡 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青岡屬、栲屬 <i>Fagus, Castanopsis</i>	中國 China
圓齒水青岡 <i>Fagus crenata</i>	日本常綠橡樹 <i>Quercus acuta</i>	日本 Japan
台灣水青岡 <i>Fagus hayatae</i>	石櫟屬、栲屬、樟科木薑子屬 <i>Lithocarpus, Castanopsis, Litsea spp.</i>	台灣 Taiwan

水青岡森林的結構與動態

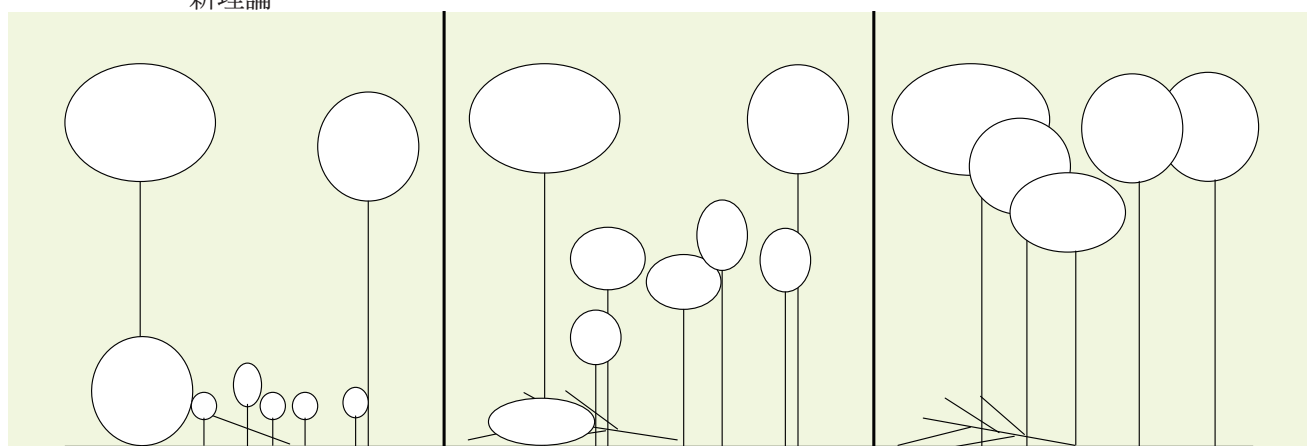
美洲水青岡、歐洲水青岡與日本的圓齒水青岡在當地都可做為家具用材，植株較少分叉，樹高可達20~30公尺，而中國及台灣的水青岡高僅15~20公尺。至於森林的分層，歐洲水青岡多形成1~2層，緯度往南層次愈多，在中國及台灣的森林可分成3~4層。

孔隙更新 在歐洲，水青岡森林屬於純林，上層、中層及下層的優勢種主要以歐洲水青岡為主，其更新主要依賴一至數株樹倒所形成的冠層「孔隙（gap）」進行更新。當樹倒時，在冠層孔隙下會透射大量的光線到林床，使得水青岡的幼苗能在森林下層萌生、成長，向上填補整個冠層孔隙，成熟的森林得以據此逐步完成更新。

這種現象經Watt在1957年以歐洲水青岡森林為例，發表為「孔隙更新理論」，世界各地多以此理論為依據，發展出成熟森林的動態更新理論。



歐洲水青岡森林中出現的孔隙（攝於東捷克）
Gap in *Fagus sylvatica* forest



歐洲水青岡森林的孔隙更新過程圖（白底樹木代表水青岡樹種）

When gaps appeared in a pure stand of *F. sylvatica*, a large number of *Fagus* seeds germinated and grew into seedlings. (white circle represent beech)



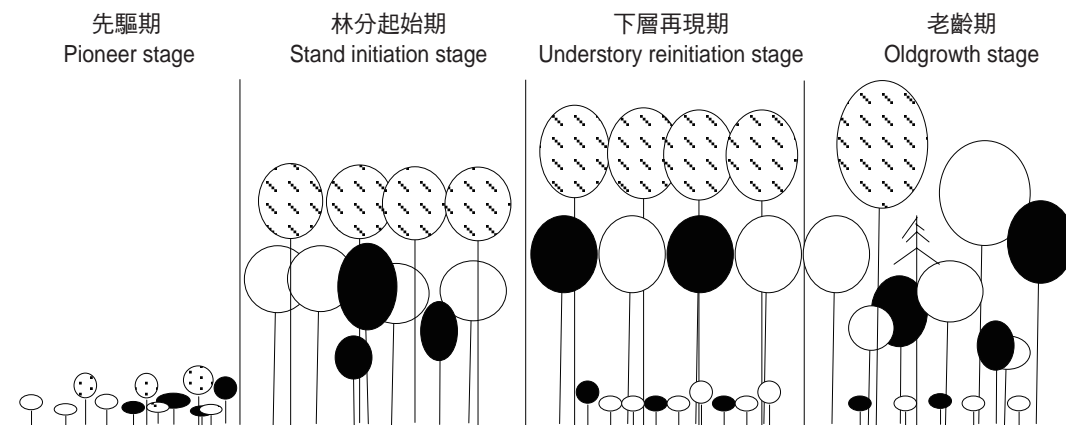
歐洲水青岡森林林下無矮竹（攝於東捷克）
There was no dwarf bamboo in *Fagus sylvatica* forest



日本水青岡森林下有許多矮竹（攝於日本筑波山夏天）
Dwarf bamboo in *Fagus japonica* forest

在美洲，水青岡森林屬於美洲水青岡與落葉闊葉樹或常綠闊葉樹的混合林，上層、中層及下層的形成為美洲水青岡、落葉闊葉樹或常綠闊葉樹的共優勢種，其更新也依賴樹倒所形成的孔隙更新。

在東亞地區的日本、中國及台灣，林下常形成濃密的矮竹，往往讓人無法行走。這些矮竹的生長與繁殖非常獨特，通常是使用走莖



森林的演替更新階段圖（摘自蘇鴻傑，1993）
The four stages of forest succession (after Su, 1993)



天)

繁殖，因此能在短短幾年內佔滿整個森林的下層。矮竹並不是每年開花結果，而是一生只開一次花。由於多是幾株繁殖的族群，因此一開花後，整個下層的矮竹會大量死亡。但幾年內，矮竹憑藉著新生的果實，會迅速發芽更新，又讓整個森林下層形成濃密的矮竹。矮竹的種類極為多樣化，如台灣的玉山箭竹、日本與中國的矢竹類。整個東亞的水青岡森林林相，似乎可以用林下的矮竹與歐洲或美洲的水青岡森林相作區別。

在日本的森林中，仍以圓齒水青岡為優勢，甚至有些地區還形成上、下層都是水青岡為優勢的落葉闊葉樹純林。日本屬於西風帶，冬天時由亞洲大陸所帶來的大雪，有時會讓森林中的積雪達1~4公尺，這讓能耐雪壓的水青岡小苗或小樹能夠競爭過矮竹，部份地區的地滑或其它的干擾也會抑制矮竹的生長，或矮竹大量死亡也能讓水青岡在下層更新。但是，水青岡的種子豐年一般平均為5年一次，因此必須在豐年期間遇到環境有干擾（例如大雪或地滑）或矮竹大量死亡的幾年內，水青岡才有可能在下層萌生及更新。

森林演替與孔隙更新

森林演替，指的是從裸地或荒地的先驅期逐漸演變到老齡期森林的一序列過程。當一片荒地、伐木跡地或裸地發生之後，此塊荒地上會先長出草本植物，低矮灌木、陽性樹種、陰性樹種接著陸續出現，最後形成或恢復為森林。

孔隙更新則是成熟森林自我更新的方法。成熟森林藉由林內不斷出現的冠層孔隙，讓林下受制於空間及光線的小苗或種子得以成長、頂替老舊樹木，逐步完成更新。

一般而言，演替發生的面積會比冠層的孔隙更新大。

濃密矮竹灌叢的更新 在中國南部、日本南部及台灣，水青岡森林與大量的常綠樹木或與落葉闊葉樹混生，林下為濃密的矮竹灌叢，常綠樹種的幼苗比水青岡更耐陰暗；由於這些常綠樹種的幼苗與幼樹，會抑制水青岡小苗在林下的著床和發育，因此水青岡在林下當然也就難以更新。



台灣水青岡森林林下為玉山箭竹（攝於銅山，台灣）
Yushania nitakayamensis under the Taiwan beech forest



但這些森林都位在陡峭的山地上，在梅雨季或夏季颱風時，大量的雨水以及強烈的陣風使得上層樹木倒蹋或森林下層的植被地滑，造成整片山坡地的下層箭竹或常綠樹木的幼苗或幼樹等減少，森林重新開始更新，不耐陰的陽性樹種或落葉闊葉樹和水青岡在下層重新出現，或在陡峭的山坡上，矮竹的高度也會較低矮，偶而水青岡的小苗會生長在這種樹木較難生長的林緣，由於光量充足，部分苗木會形成分叉的幼樹，水青岡藉由森林上層樹倒的孔隙動態過程中完成更新。當然，大量的矮竹死亡隨後也能讓水青岡在下層更新。



在世界各地，不同類型的水青岡森林之更新狀況 (修改自 Peter, 1997)
The regeneration status of various beech forest types around the world
(modified from Peter, 1977)

類型 Type	地區 Location	類型 Vegetation Type	自然更新 Regeneration status	主要優勢樹種 Dominant tree	森林下層 Understory
單 梗 類 型 single stem	北美洲 North America 密西根州 Michigan	美洲水青岡 ——糖楓混合林 <i>Fagus grandifolia</i> - <i>Acer saccharum</i> mixed forest	可以 Good	美洲水青岡 <i>Fagus grandifolia</i> 糖楓 <i>Acer saccharum</i> 灰葉稠李 <i>Padus grayana</i>	沒有矮竹 no Dwarf bamboo
	亞洲中國 China 梵淨山 Fanjingshan	亮葉水青岡混合林 <i>Fagus lucida</i> mixed forest	不良 Bad	亮葉水青岡 <i>Fagus lucida</i> 華南樺 <i>Betula austro-</i> <i>sinensis</i> 厚皮錐 <i>Castanopsis chunii</i> 蠻青岡 <i>Cyclobalanopsis</i> <i>oxyodon</i> 巴東櫟 <i>Quercus engleriana</i> 檫木 <i>Sassafras</i>	矮竹 Dwarf bamboo
	亞洲日本 (本州) Japan (Honshu)	圓齒水青岡純林 Pure <i>Fagus crenata</i> forest	良好 Well	圓齒水青岡 <i>Fagus crenata</i>	矮竹 Dwarf bamboo
	歐洲 Europe 比利時 Belgium	歐洲水青岡純林 Pure <i>Fagus sylvatica</i> forest	良好 Well	歐洲水青岡 <i>Fagus sylvatica</i>	沒有矮竹 no Dwarf bamboo
多 梗 類 型 Multistem	亞洲中國 China 神農 架 Shennongjia	米心水青岡 混合林 <i>Fagus engleriana</i> mixed forest	良好 Well	米心水青岡 <i>Fagus engleriana</i>	矮竹 Dwarf bamboo





台灣水青岡與水青岡森林

陳子英・邱宗儀・陳品邑／撰文

更新世的冰河時期，中國與台灣之間出現了陸橋，當時許多動、植物就是藉著陸橋遷移到台灣，水青岡植物也在其中。根據古花粉研究，當時的台灣可能曾經出現過3種水青岡植物，廣布於台灣中部到北部地區。但是，台灣目前僅餘台灣水青岡子遺在北部的幾個山區稜線上。這些山區終年雨霧繚繞，除了主要的樹種——水青岡之外，還有許多植物分別伴生在樹冠上、中、下及地被層。

台灣水青岡的冰河歷險

中國及台灣共有5種水青岡屬植物，因水青岡植物生長需要寒冷適中和潮濕的氣候，所以太平洋季風帶來的春季降雨量有助於水青岡在中國南部和台灣的中海拔地區生長。水青岡無法擴展到中國北方的原因可能為北方水分缺乏，在南方的生長限制可能是高溫 and 相對濕度不足，在低海拔上的生長限制可能是競爭不過常綠性樹種。

在更新世早期，水青岡屬植物因冰河的影響往南散布，但它並未回到原先在北方的位置。在中國南方，常綠闊葉樹種強烈的競爭能力限制水青岡物種的擴張。在第四紀的大部分時期，水青岡的分布是局部性的，並總是混合其他溫帶樹種。更新世期間，水青岡曾擴展到中國南方如福建省的武夷山，以及台灣北部的生育地。全新世期間，大部分的水青岡甚少佔優勢，通常是退縮到山地或稜線的附近。

更新世時期 台灣是年輕的島嶼，山脈的形成才只有幾百萬年，這段期間正是地球進入更新世的冰期及間冰期的循環時期。冰期因大

量的海水結冰，造成海水下降、陸地浮出，許多淺海域都形成陸橋。台灣與附近區域之間，也在冰期時藉由陸橋連接在一起。

根據過去的研究，持續200多萬年的洪積世期間共有4~5次冰期，每次的冰期都有幾十萬年，物種就藉由陸橋在大陸與鄰近的島嶼之間做遷移。

台灣位於東亞島弧的東南邊，也是菲律賓、琉球、日本和中國生物南來北往的匯集地，許多的生物都藉由這些陸橋進入這個年輕的島嶼；例如檜木、烏心石、昆欄樹來自北邊的日本與琉球，這些物種藉由跳島傳播到台灣，而南邊的桑科榕屬（*Ficus*）或熱帶性植物則由南洋或亞洲大陸進入台灣；但最多的物種則由中國藉由台灣海峽上的陸橋進入台灣，例如台灣檫樹、台灣杉、巒大杉、台灣肖楠等，台灣水青岡可能也是在冰河時期進入台灣。

根據台灣大學劉平妹教授與沈中桴博士等研究人員對地質沈積花粉的研究，在台灣中部的低地和東北部的宜蘭員山雙連埤附近海拔300公尺的古湖沼地區，20多萬年前曾有台灣水青岡的分布。同時期，中部地區不只出現台灣水青岡，還曾出現另外2種不同的水青



第四紀更新世的冰期期間，中國與台灣間有陸橋形成。（摘自 Ota, 1998）

During the glacial periods of the Pleistocene, a land bridge formed between China continent and Taiwan. (after Ota, 1998)

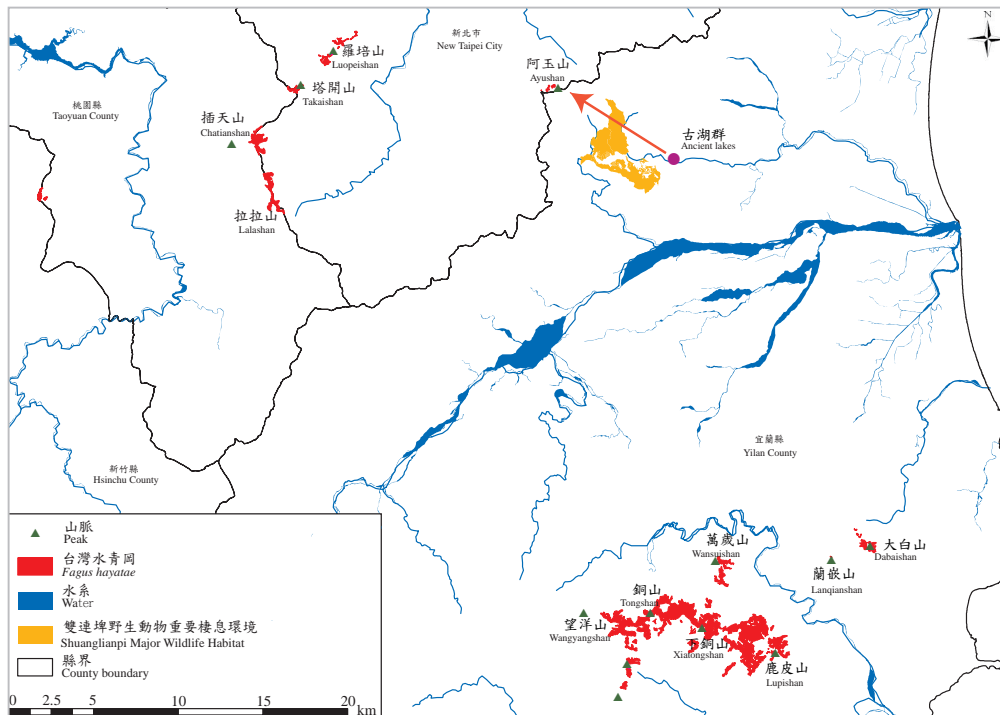
岡屬植物的花粉。與附近琉球地質植物相史的研究相比對，可推測至少在40萬年前，台灣就應有台灣水青岡的存在。

那個時期，地球正處於冰期，推測這些水青岡物種都是藉由陸橋，在當時或更早的時期到達台灣。當時水青岡的孢粉量極為豐富，推測應是當時植物社會的優勢物種；分布範圍由台灣的北部到中部、低地到海拔數百公尺高的低海拔山區。在當時寒冷氣候下，常綠樹種不敵極端氣候，競爭力不若落葉樹種，因此水青岡分布遠較目前為廣。

全新世時期 全新世開始後一萬多年來的間冰期，地球開始變暖，歐洲、美洲及日本的水青岡紛紛由南邊小區域的避難所，向北拓展幾百到一千多公里之遠，形成目前歐洲、美國東部和日本本州植物社會中主要的優勢種。



巴山水青岡森林（攝於湖北神農架，中國）
F. hayatae subsp. *pashanica*



台灣水青岡由宜蘭員山地區海拔300公尺的古湖沼向上爬昇1,100公尺

After the ice age, *Fagus hayatae* moved upward by 1,100 m from the ancient lake of NE. Taiwan (300 m above sea level)

台灣和中國的水青岡則紛紛退縮到中、低海拔的山地，尤其是台灣水青岡在中國的亞種——巴山水青岡，目前只能在中國的幾個分隔的山頭，如甘肅、四川、陝西的大巴山山脈、湖北的七姊妹山、神農架及浙江的清涼峰等地。在台灣則由海拔數百公尺向上分布到1,300~2,000公尺，主要的大族群分布在1,600~1,800公尺的範圍。以宜蘭員山所發現的孢粉地點到最近、仍殘存有台灣水青岡的1,420公尺高的阿玉山西峰，距離雖然短短只有約6公里，但海拔的落差卻足足超過1,000公尺；即整個植物社會至少向上退縮了1,000公尺。

由此可看出，台灣水青岡是間冰期的退縮物種，由於氣候變遷時，整個族群向上遷移停留在稜線附近，而成為原先廣大分布族群的



殘遺，是屬於適應力不強的衰退種。

由此可看出台灣水青岡見證了全球的氣候變遷，是氣候變遷絕佳的監測物種。



稜線上之台灣水青岡森林（攝於北插天山，台灣）
Taiwan beech forest on the ridge

台灣水青岡的分布與特性

水青岡屬植物在世界上共有10多個種，分布的區域皆位於北半球，而台灣水青岡則為水青岡屬中分布的南緣，在一連串的地下花粉證據中顯示，台灣水青岡族群曾分布至台灣的北部低海拔區域，然而在冰河消退以後，台灣水青岡分布



稜線上之小片台灣水青岡森林（稜線上紅褐色部分為台灣水青岡）（攝於鳥嘴山，台灣）
A small strip of Taiwan beech forest on the ridge (Taiwan beech colored reddish-brown on the ridge)





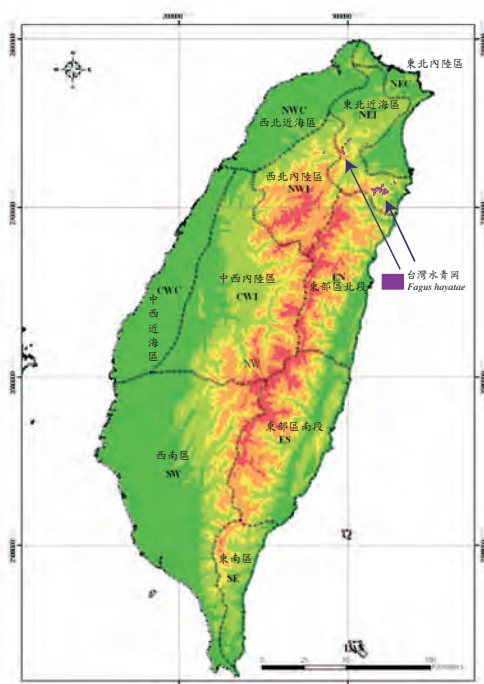
台灣)

位置不斷往高海拔移動，目前台灣水青岡分布僅限於台灣北部幾個山頭與稜線。

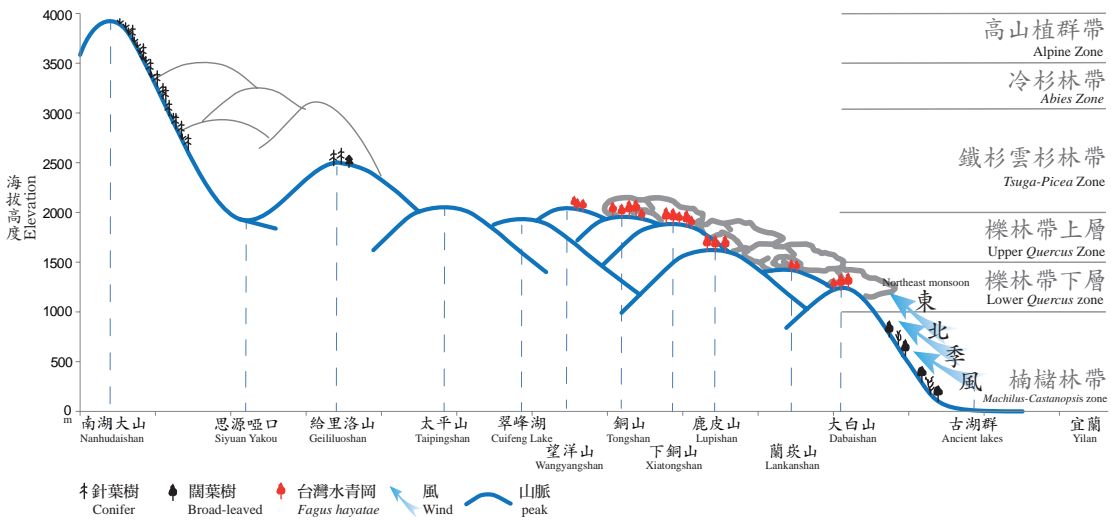
一般而言，植物的分布往往會受到區域的溫度、雨量、地形及土壤等因子影響。蘇鴻傑教授依據冬季與夏季雨量之差異，對於台灣森林做的地理氣候區的劃分，大致上可區分成潮濕的東北區、中西區、西北區、東部地區和乾燥的西南區；由於台灣位於季風的影響區域，在東北區冬季會匯集大量東北季風帶來的潮濕雨量，使得在海拔1,500公尺至2,000公尺處終年皆有雲霧圍繞，甚至也有數日的降雪，台灣水青岡生長在東北區與西北區或東部地區交界，最潮濕的雲霧帶中，顯示溫度及濕度因子對於其具有重要的影響性。

台灣水青岡目前在台灣的分布位置大致上可分為2個較大的區域，一為塔開山至拉拉山一線，面積約為175公頃；另一則為翠峰湖以東的銅山至鹿皮山一帶，面積約為1,155公頃。而其他零星有小族群的山頭則為鳥嘴山、阿玉山西峰、大白山及蘭炭山等，其中族群較大的為大白山之族群，分布的面積僅約35公頃，而其他區域的面積多不超過10公頃。（見P.22圖）

透過台灣水青岡整個地理分布位置可以發現，台灣水青岡族群



台灣地理氣候區（資料整理自蘇鴻傑，1992）
The geographic climate zones of Taiwan (from Su 1992)



宜蘭地區由大白山到南湖大山之剖面與水青岡森林出現之位置。
 The locations of beech forests from Dabaishan to Nanhudaishan, NE. Taiwan



台灣水青岡生長於東北區與相鄰地區的稜線上，由於水氣充足，終年雨霧繚繞。（攝於銅山，台灣）

Taiwan beech grows on the ridge of the northeast area and the adjacent areas where the ample moisture leads to year-round rain and fog.

的分布非常不連續，通常隔離成數個區域族群，而這些小的山頭在冬季時雲霧亦較濃，而夏季之時雨霧也比附近地區高，推測其溫度也比其他山頭低，因此這些山頭可能保留的是過去冰河末期向上撤退所殘留下來的族群。



稜線上的台灣水青岡多形成純林（攝於銅山，台灣）

Taiwan beech mostly forms pure forests on the ridges

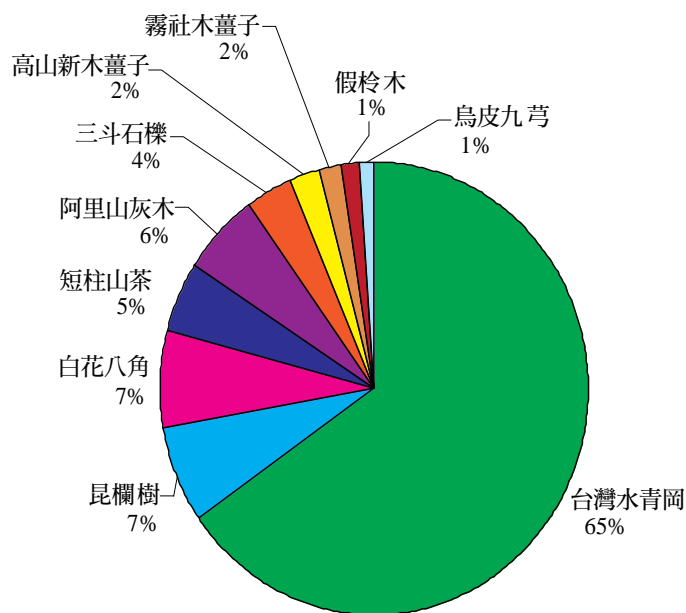
根據中國最近所發現的幾處台灣水青岡的亞種——巴山水青岡所殘留的族群，如大巴山的米倉山等（最大的族群）、七姊妹山的35公頃（1,000畝）、神農架及浙江的清涼峰山地區等，這些巴山水青岡都分布於中海拔地區，且部分都呈現族群小、植株更新不易的現象。有少數地區會伐採當做薪炭材或優良的地板材。

伴生在水青岡旁邊的其他樹種

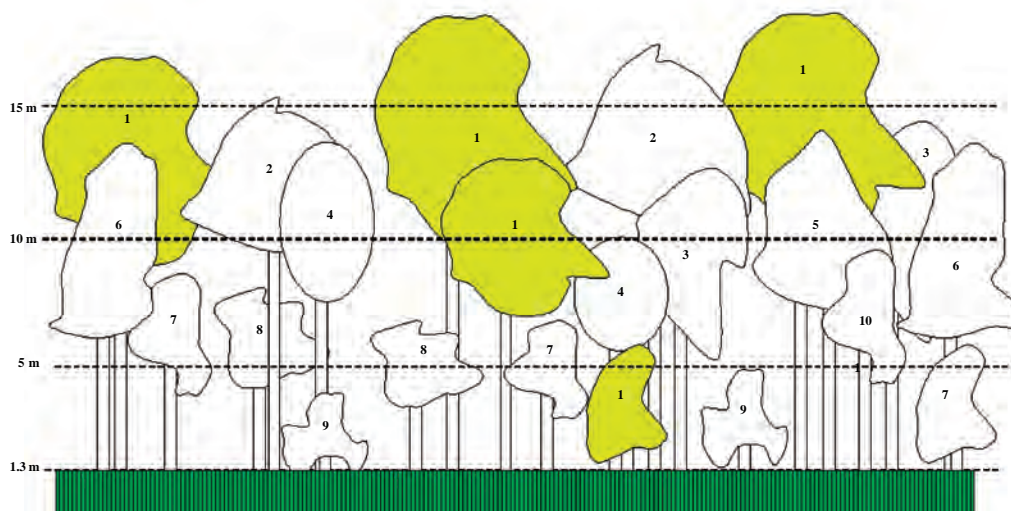
台灣中海拔地區的霧林帶，雲霧終年繚繞，又稱為「盛行雲霧帶」，高溼度且低溫的環境使地表遍布苔蘚，枯木上亦長滿各種奇特的真菌。

水青岡森林中除了水青岡之外，還有其他樹種之生長，這些樹木各佔據森林中不同的樹幹胸徑斷面積百分比，而不同樹高層次的物種就增加了物種的豐富度及結構。

以銅山地區的台灣水青岡森林為例，其他主要的樹種有阿里山灰木 (*Symplocos arisanensis*)、高山新木薑子 (*Neolitsea acuminatissima*)、假桫欏木 (*Eurya crenatifolia*)、白花八角 (*Illicium anisatum*)、昆欄樹 (*Trochodendron aralioides*)、三斗石櫟 (*Lithocarpus hancei* var. *ternaticupula*)、霧社木薑子 (*Litsea elongate* var. *mushaensis*)、短柱山茶 (*Camellia brevistyla*) 等，這些樹種共同構成台灣水青岡森林內的複雜林相。



銅山地區的台灣水青岡森林，其主要樹種所佔胸徑斷面積百分比。
The percentage of basal area of main tree species in beech forest of Tongshan area.



- | | |
|---|---|
| 1. 台灣水青岡 <i>Fagus hayatae</i> | 6. 烏皮九芎 <i>Styrax formosana</i> var. <i>formosana</i> |
| 2. 昆欄樹 <i>Trochodendron aralioides</i> | 7. 高山新木薑子 <i>Neolitsea acuminatissima</i> |
| 3. 白花八角 <i>Illicium anisatum</i> | 8. 阿里山灰木 <i>Symplocos lancifolia</i> |
| 4. 三斗石櫟 <i>Lithocarpus hancei</i> var. <i>ternaticupula</i> | 9. 假柃木 <i>Eurya crenatifolia</i> |
| 5. 霧社木薑子 <i>Litsea mushaensis</i> | 10. 短柱山茶 <i>Camellia brevistyla</i> |

銅山地區的台灣水青岡森林之林相結構圖。(樹木下之縱線條代表玉山箭竹群，各編號表示不同樹種。)

The structure of Taiwan beech forest in Tongshan. (Note: Vertical lines represent *Yushania nitakayamensis*, Species are denoted by different numbers.)

這些樹木有不同的生長高度，所以能依樹種區分成不同的層次結構：台灣水青岡和昆欄樹是上層樹種，台灣水青岡最高可超過20公尺；白花八角、三斗石櫟和霧社木薑子是中層樹種，成樹平均高度約在10~15公尺；阿里山灰木、高山新木薑子、短柱山茶和假柃木被歸類成下層樹種，成樹平均高度約在5~10公尺。

各地區樹種組成的異同 銅山地區之外，其他有台灣水青岡分布的地區，如插天山(1,500~2,100公尺)、阿玉山(海拔1,419公尺)、鹿皮山(海拔1,666公尺)、蘭炭山(海拔1,369公尺)與大白

山（海拔1,477公尺）之稜線上，大致上的組成物種是相同的，但也有部份區域的物種相異的，這樣的差異代表不同地區的台灣水青岡森林有不同的生態特性。這些不同種類的樹種有裸子植物、常綠闊葉樹和落葉闊葉樹，但大部分的物種仍以常綠闊葉樹為主。

各區的台灣水青岡森林以台灣水青岡為主要樹種，而其他樹種可依樹高分為上及下層。普遍分布在每個地區樹冠上層的樹種有：昆欄樹、薄葉虎皮楠（*Daphniphyllum himalaense* subsp. *macropodum*）、厚皮香（*Ternstroemia gymnanthera*）、槲子櫟（*Quercus sessilifolia*）及霧社木薑子等。每個地區樹冠下層共有的樹種則有：台灣樹參（*Dendropanax dentiger*）、琉球女貞（*Ligustrum liukiense*）、假柃木、短柱山茶以及高山新木薑子等。

在較高海拔的地區，如插天山與銅山，上層則多了紅檜（*Chamaecyparis formosensis*）、台灣扁柏（*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*）、紅淡比（*Cleyera japonica*），而下層則多了玉山杜鵑、台灣杜鵑，以及松田氏莢蒾（*Viburnum erosum*）等。

較低海拔的地區，如阿玉山與鹿皮山，上層則有烏皮茶（*Pyrenaria shinkoensis*）和長葉木薑子（*Litsea acuminata*），下層則有紅子莢蒾（*Viburnum formosanum*）等。

這些林林總總的植物使台灣水青岡森林增添不少色彩，以及結構形態的變化，並孕育各種動物及昆蟲的棲所與食物來源，豐富了整個森林生態系的物種多樣性。

台灣水青岡森林內上層植物種類名錄								
Table The list of canopy tree species in Taiwan beech forest.								
科名 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	插天山 Chatianshan	阿玉山 Ayushan	鹿皮山 Lupishan	銅山 Tongshan	大白山 Dabaishan	稀有 程度 Degree of Rarity
							蘭崁山 Lankanshan	
八角科	白花八角	<i>Illicium anisatum</i>	+		+	+		
昆欄樹科	昆欄樹	<i>Trochodendron aralioides</i>	+	+	+	+	+	
松科	台灣鐵杉	<i>Tsuga chinensis</i> var. <i>formosana</i>	+					
虎皮楠科	薄葉虎皮楠*	<i>Daphniphyllum himalaense</i> subsp. <i>macropodum</i>	+	+	+	+	+	
柏科	紅檜*	<i>Chamaecyparis formosensis</i>	+			+		NT
	台灣扁柏*	<i>Chamaecyparis obtusa</i> var. <i>formosana</i>	+			+		NT
茶科	厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	+	+	+	+	+	
	紅淡比	<i>Cleyera japonica</i>	+			+		
	烏皮茶	<i>Pyrenaria shinkoensis</i>		+	+		+	
殼斗科	三斗石櫟	<i>Lithocarpus hancei</i> var. <i>ternaticupula</i>				+		
	隰子櫟	<i>Quercus sessilifolia</i>	+	+	+	+	+	
	森氏櫟*	<i>Quercus morii</i>				+		
	錐果櫟	<i>Quercus longinux</i>	+		+		+	
樟科	長葉木薑子	<i>Litsea acuminata</i>		+	+		+	
	紅楠	<i>Machilus thunbergii</i>	+	+	+		+	
	香桂	<i>Cinnamomum subavenium</i>	+					
	霧社木薑子	<i>Litsea elongata</i> var. <i>mushaensis</i>	+	+	+	+	+	
薔薇科	墨點櫻桃	<i>Laurocerasus phaeosticta</i>		+	+	+	+	

*：表示特有種。(Endemism Species)
 NT：接近威脅(Near Threatened)，為台灣植物紅皮書的評估等級之一。
 NT: "Near Threatened" one of evaluate levels in red book list of plants in Taiwan

墨點櫻桃 常綠小喬木，葉背散生黑腺點，搓揉有杏仁味，花白色，腋生，紅色核果，與櫻桃、梅花及桃花等常見的果樹是同一科植物，但果實不可以食用。



墨點櫻桃 *Laurocerasus phaeosticta*



大葉石櫟 *Lithocarpus kawakamii*

大葉石櫟 常綠大喬木，葉厚革質，殼斗碟狀，堅果呈扁球形，為台灣中海拔地區常見的殼斗科植物，和街坊上的糖炒栗子為同科，為松鼠的至愛。



白花八角 *Illicium anisatum*

白花八角 常綠中喬木，花白色，果實類似佐料的八角，但不可食用。

長葉木薑子 常綠喬木，葉細長，果成熟時黑色，通常在台灣中海拔霧林帶中，為中海拔森林最常見的樟科植物之一。



紅楠 常綠大喬木，葉厚革質，由於芽苞與新葉呈淡至深紅色似豬肉，又名豬腳楠，樹皮粉末可製線香。



紅楠 *Machilus thunbergii*

長葉木薑子 *Litsea acuminata*



烏皮茶 *Pyrenaria shinkoensis*



霧社木薑子 *Litsea elongata* var. *mushaensis*



紅檜 *Chamaecyparis formosensis*



昆欄樹 *Trochodendron aralioides*

烏皮茶 常綠小喬木，樹皮有杏仁味，葉背有小黑點，果實為蒴果，成熟時開裂分布於台灣中海拔區。

霧社木薑子 常綠喬木，枝葉有褐色絨毛，果實為漿質核果為中海拔森林最常見樟科植物之一。

昆欄樹 常綠喬木，葉子呈菱形，上半部有鋸齒緣，為古老的冰河子遺植物，冰河時期分布極廣，但本科目前僅此一種。

紅檜 大喬木，樹皮薄呈淡紅褐色，具香味，但樹幹中心常因連根菌腐朽而中空；亞洲東部所有樹種中體型最巨大的樹，台灣產最珍貴的木材之一，且僅產於台灣。



台灣扁柏 *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*

台灣扁柏 大喬木，樹皮厚呈淡紅，具香味，葉背後具白色氣孔帶，木材刀削後變為淡橘黃；幼苗之葉開始為線形，後變為鱗片狀，和紅檜同為台灣最貴重的木材。



槲子櫟 *Quercus sessilifolia*

槲子櫟 常綠喬木，葉厚革質，果實外有同心輪之殼斗，似槲子般可愛。



森氏櫟 *Quercus morii*

森氏櫟 大喬木，冬天落葉，開花時樹上掛滿下垂的雄花序，殼斗由一圈圈圓盤組成。



台灣鐵杉 *Tsuga chinensis* var. *formosana*

香桂 常綠喬木，嫩枝及嫩葉有黃褐色毛，葉長橢圓形，葉三出脈，葉搓揉有沙土味，樹皮可提煉精油，森林中數量很多，可形成大喬木。



香桂 *Cinnamomum subavenium*



厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*



錐果櫟 *Quercus longinux*

厚皮香 常綠喬木，葉片聚生在枝頂，橢圓形或倒披針形，葉面深綠光滑，葉脈不明顯，葉柄紅色，花白色下垂，分布中、高海拔。

三斗石櫟 常綠喬木，葉片革質細長，葉表面深綠色，背面淺綠色，果實3個先端連生長在一起，3個殼斗連在一起，故叫「三斗」，是台灣殼斗科植物海拔適應範圍最大的一種。

錐果櫟 常綠大喬木，葉子長橢圓形或披針形，葉柄細長，葉背粉白色，果實下方有皿狀殼斗包覆在中海拔長得高大挺拔，為該海拔常見的殼斗科植物。



三斗石櫟 *Lithocarpus hancei* var. *ternaticupula*



狹瓣八仙花 *Hydrangea angustipetala*

狹瓣八仙花 灌木，具白色花瓣狀苞片，像白色蝴蝶般翩翩飛舞，非常醒目耀眼，是吸引昆蟲傳粉之妙方。

台灣水青岡森林內下層植物種類名錄

The list of understory tree or shrub species in Taiwan beech forest

科名 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	插天山 Chatianshan	阿玉山 Ayushan	鹿皮山 Lupishan	銅山 Tongshan	大白山 Dabaishan	稀有程度 Degree of Rarity
							蘭崁山 Lankanshan	
八仙花科	狹瓣八仙花	<i>Hydrangea angustipetala</i>		+		+	+	
五加科	台灣樹參	<i>Dendropanax dentiger</i>	+	+	+	+	+	
木犀科	琉球女貞	<i>Ligustrum liukiense</i>	+	+	+	+	+	
	異型葉木犀	<i>Osmanthus heterophyllus</i>	+	+		+	+	
灰木科	阿里山灰木	<i>Symplocos arisanensis</i>			+	+	+	
忍冬科	松田氏莢蒾	<i>Viburnum erosum</i>	+			+		
	紅子莢蒾	<i>Viburnum formosanum</i>		+	+			
	假繡球	<i>Viburnum sympodiale</i>	+	+		+	+	
杜鵑科	玉山杜鵑*	<i>Rhododendron pseudochrysanthum</i>	+			+		
	台灣吊鐘花	<i>Enkianthus perulatus</i>	+				+	UV
	台灣杜鵑*	<i>Rhododendron formosanum</i>	+			+	+	
茶科	假柃木*	<i>Eurya crenatifolia</i>	+	+	+	+	+	
	短柱山茶	<i>Camellia brevistyla</i>	+	+	+	+	+	
樟科	高山新木薑子*	<i>Neolitsea acuminatissima</i>	+	+	+	+	+	
薔薇科	小葉石楠*	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>parvifolia</i>	+	+		+	+	

*：表示特有種。(Endemism Species)
 UV：易受害 (Vulnerable)，為台灣植物紅皮書中的評估等級之一。
 UV: "Vulnerable" one of evaluate levels in red book list of plants in Taiwan

台灣杜鵑 常綠小喬木，葉背密被灰白色貼伏狀絨毛，花白色鐘形，簇生在小枝頂端生長於中海拔風強之湖邊或小山稜上。



台灣杜鵑 *Rhododendron formosanum*

台灣樹參 常綠小喬木，普遍分布在中海拔闊葉森林之中層，葉子有不分裂的葉子，也有呈2~3裂的葉子果實呈繖形聚合在果柄。



台灣樹參 *Dendropanax dentiger*

玉山杜鵑 常綠小灌木，葉背幼時被毛絨，成熟時光滑。花冠鐘形，白至淡紫紅色，主要生長在高海拔森林邊緣、稜脊或陡坡處。



玉山杜鵑 *Rhododendron pseudochrysanthum*

假柃木 常綠灌木，枝條細小分枝，葉倒卵型，經常出現在森林邊緣、林道旁或草原。



假柃木 *Eurya crenatifolia*



假繡球 *Viburnum sympodiale*

假繡球 落葉性灌木或小喬木，全株被分岔的星狀毛，葉子心形，花分無生殖能力的白色無性花與具生殖能力的兩性花，果實為鮮紅色，新葉與花同時長出。



高山新木薑子 *Neolitsea acuminatissima*

高山新木薑子 小喬木，為台灣特有種，葉背有稀疏白粉，是台灣原生樟科植物分布最高的成員，在中高海拔森林中下層數量非常多，果實為紅色。



阿里山灰木 *Symplocos arisanensis*

阿里山灰木 常綠喬木，葉片邊緣有鋸齒，花雄蕊很多約15~40枚，花為白色。



小葉石楠 *Pourthiaea villosa* var. *parvifolia*

小葉石楠 落葉性小喬木，葉具細緻鋸齒，質感像紙一樣，花就像白色的薔薇花，開花時像落在樹上的殘雪般。

台灣吊鐘花 常綠灌木，台灣的稀有植物，族群小且分布狹隘，分布在台灣水青岡森林邊緣，芽苞前端粉紅色，葉子有像鑲紅邊的細鋸齒，秋季落葉前葉子變紅，聚生在枝條頂端

，花像倒吊的水壺般相當可愛。

短柱山茶 常綠小喬木，葉片橢圓形有鋸齒，花白色，分布台灣中高海拔，種子富含油脂，可榨油成「苦茶油」。



台灣吊鐘花 *Enkianthus perulatus*

台灣水青岡森林的植物社會與組成

台灣屬於亞熱帶氣候，台灣水青岡森林屬於台灣少見的夏綠林植物社會，以台灣水青岡為主要優勢物種，外觀林相非常單純，上層主要以落葉的台灣水青岡為主，但下層及伴隨的物種仍以常綠闊葉樹為主。



短柱山茶 *Camellia brevistyla*

國外針對植物社會的分類，有以植物社會中不同的伴生植物來命名，此種命名方式稱為「植相分類」，是以能反應不同環境的伴生種當做「鑑別植物」來命名。因此，不同台灣水青岡植物社會間的差異，須以伴生物種及地被層物種組成之不同來做為分類之依據，透過台灣水青岡森林的分類，可以更進一步檢視台灣水青岡森林植物社會結構的差異，反映出台灣水青岡於地理、海拔及地形位置上的差異。

植物社會的群聚會反應當地的環境特性及地理的變遷，台灣的水青岡森林在世界上是屬於南亞熱帶的水青岡森林，樹冠層為以台灣水青岡為優勢的落葉樹木，伴生的冠層樹木為常綠的殼斗科、樟科、昆欄樹科、木蘭科樹木為主，而下層主要為暖溫帶常見的山茶科、灰木科、冬青科、樟科、膽八樹科等為主，至於地被層明顯以玉山箭竹為優勢。台灣水青岡小苗更新不易，這一型植物社會與日本南部及中國的水青岡森林形相與組成極為相似。

櫟林帶上層的台灣水青岡森林 台灣水青岡在台灣的分佈範圍由海拔1,300~2,000公尺，最主要的族群位於中央山脈的塔開山及拉拉山地區，和雪山山脈的銅山、下銅山一線地區。這2塊區域是台灣

台灣水青岡植群型在地理與海拔分佈圖			
The vegetation types of Taiwan beech in the geographic and altitudinal zones			
海拔 (altitude)	地理分區 (Region)		族群 (population)
	中央山脈 (Central Range)		
高海拔 (High altitude)	A. 台灣扁柏—台灣水青岡型 (<i>Chamaecyparis obtusa</i> var. <i>formosana</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)		櫟林帶上層 (大族群) Upper <i>Quercus</i> Zone (Big population)
	B. 厚葉柃木—台灣水青岡型 (<i>Eurya glaberrima</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)		
中海拔 (Mid altitude)	C. 台灣吊鐘花—台灣水青岡型 (<i>Enkianthus perulatus</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)	D. 間型沿階草—台灣水青岡型 (<i>Ophiopogon intermedius</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)	
	E. 烏心石—台灣水青岡型 (<i>Michelia compressa</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)		G. 油葉石櫟—台灣水青岡型 (<i>Lithocarpus konishii</i> - <i>Fagus hayatae</i> type)
低海拔 (Lower altitude)			櫟林帶下層 (小族群) Lower <i>Quercus</i> Zone 001-070 (Small population)

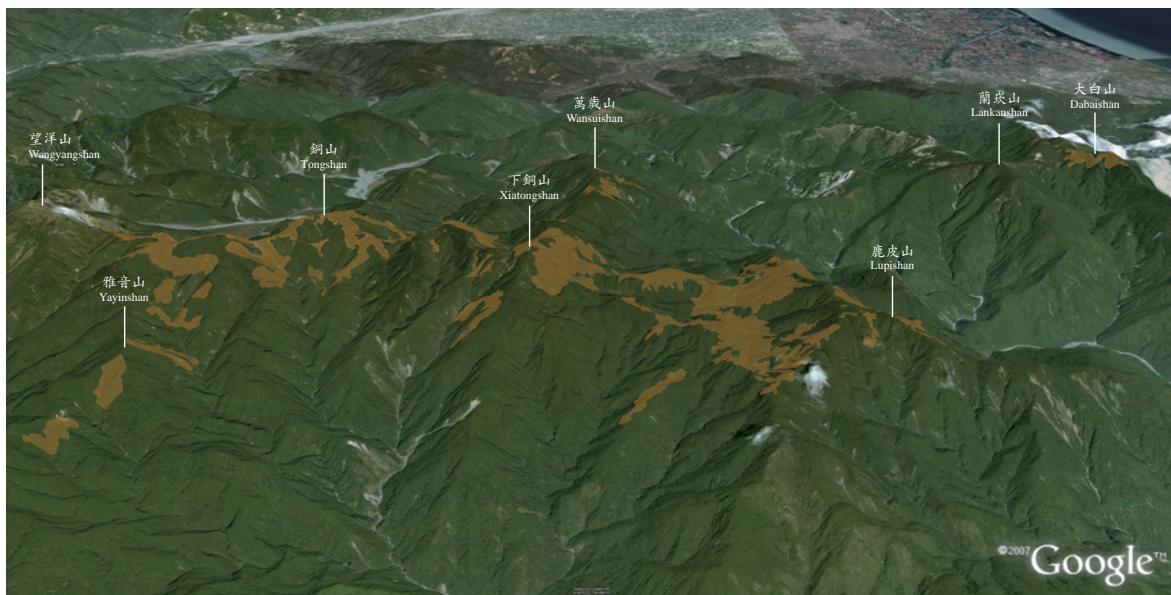
水青岡兩大族群分布中心，位於櫟林帶上層，海拔1,500~1,900公尺左右，每年東北季風帶來充沛雨量，溫度降低時甚至有出現降雪。

這兩大族群又可細分成2種類型，一種是上層與東亞地區植群相似，以台灣水青岡為優勢的植物社會，主要有許多的中海拔物種如三斗石櫟、昆欄樹、紅楠、白花八角、霧社木薑子、槲子櫟、森氏櫟及有一些落葉的植物如假繡球、巒大花楸、阿里山榆、台灣赤楊、掌葉槭、烏皮九芎等，但北半球溫帶的物種如樺木屬、落葉的櫟樹類植物、椴樹、擬木蘭屬、馬掛木屬、含笑花屬、擬單性木蘭屬、檫樹屬、擬檫樹屬、連香樹屬、千金榆屬、板栗屬、櫟屬、七葉樹屬、胡桃屬、山核桃屬、化香樹屬等，則不在此出現；甚至在溫



- | | |
|--------------------------------------|--|
| 1. <i>Fagus hayatae</i> 台灣水青岡 | 8. <i>Daphniphyllum glaucescens</i> ssp. <i>oldhamii</i> 奧氏虎皮楠 |
| 2. <i>Enkianthus perulatus</i> 台灣吊鐘花 | 9. <i>Viburnum luzonicum</i> 呂宋荚蒾 |
| 3. <i>Dendropanax dentiger</i> 台灣樹參 | 10. <i>Neolitsea aciculata</i> 銳葉新木薑子 |
| 4. <i>Illicium anisatum</i> 白花八角 | 11. <i>Camellia tenuifolia</i> 細葉山茶 |
| 5. <i>Eurya crenatifolia</i> 假柃木 | 12. <i>Neolitsea acuminatissima</i> 高山新木薑子 |
| 6. <i>Eurya glaberrima</i> 厚葉柃木 | 13. <i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>parvifolia</i> 小葉石楠 |
| 7. <i>Viburnum urceolatum</i> 壺花荚蒾 | 14. <i>Yushania nitakayamensis</i> 玉山箭竹 |

北插天山的台灣水青岡森林剖面圖 Profile of Taiwan beech forest in Chatianshan, North Taiwan



銅山地區的台灣水青岡森林
Taiwan beech forest in Tongshan area.

帶地區常出現的槭樹屬植物 (*Acer* spp.) 在此區的數量與種類也大幅減少。這一種植物社會主要分布在北插天山及銅山地區。



銅山地區的稜線較寬，台灣水青岡之徑級多屬直挺中大徑級之老齡木，與北插天山生長於窄稜的台灣水青岡有所差異。

On the broad ridge of Tongshan, *Fagus hayatae* trees are mostly old ones with straight stems and medium to large diameters. There is an apparent difference on the narrow ridge of Chatianshan.





另一型則為櫟林帶最上層、偶有出現台灣水青岡、台灣扁柏與台灣鐵杉的混合林，主要分布於拉拉山地區山頂及稜線，海拔1,814~1,950公尺，主要的特徵種為台灣扁柏及台灣鐵杉。

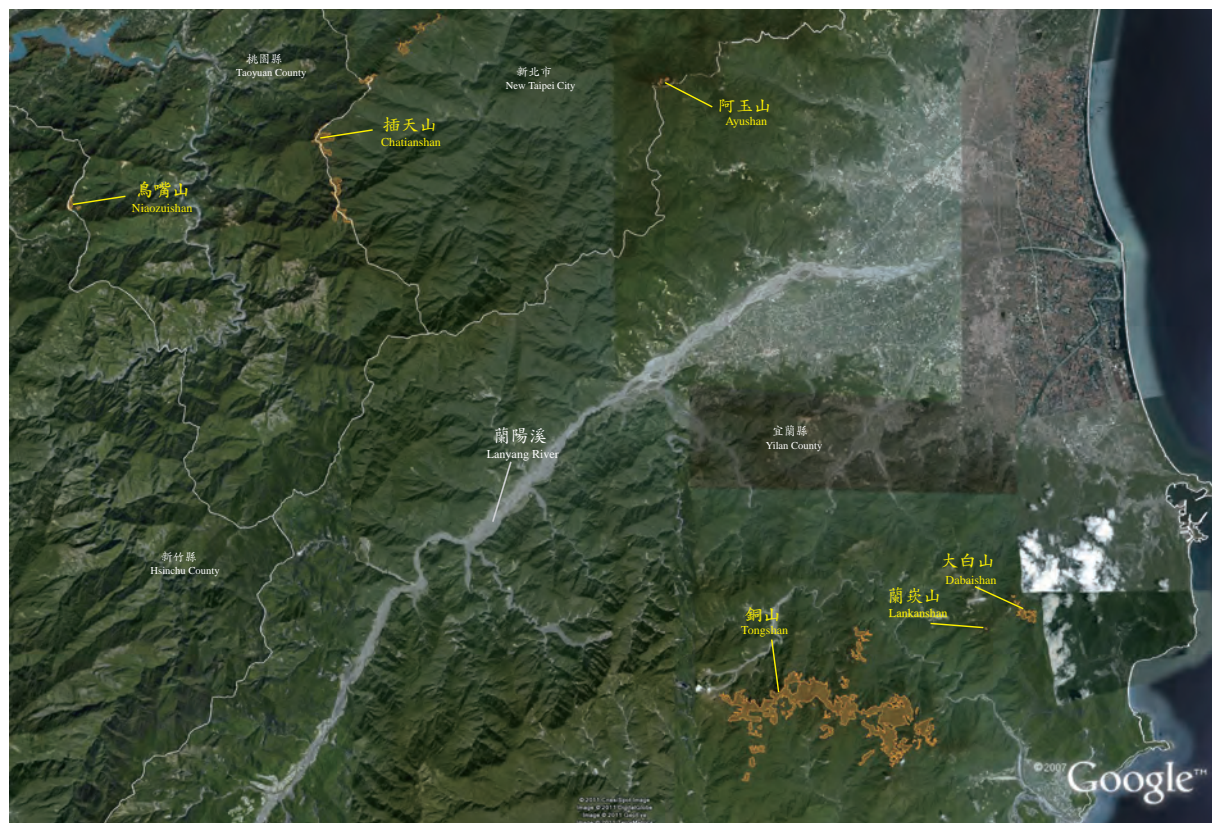


- | | |
|---|---|
| 1. <i>Fagus hayatae</i>
台灣水青岡 | 9. <i>Rhododendron hyperythrum</i>
南湖杜鵑 |
| 2. <i>Tsuga chinensis</i> var.
<i>formosana</i> 台灣鐵杉 | 10. <i>Neolitsea acuminatissima</i>
高山新木薑子 |
| 3. <i>Quercus sessilifolia</i>
槲子櫟 | 11. <i>Osmanthus heterophyllus</i>
異葉木犀 |
| 4. <i>Camellia tenuifolia</i>
細葉山茶 | 12. <i>Eurya crenatifolia</i>
假柃木 |
| 5. <i>Symplocos heishanensis</i>
平遮那灰木 | 13. <i>Yushania nitakayamensis</i>
玉山箭竹 |
| 6. <i>Viburnum luzonicum</i>
呂宋莢蒾 | 14. <i>Miscanthus sinensis</i>
芒 |
| 7. <i>Myrsine stolonifera</i>
蔓竹杞 | 15. <i>Plagiogyria formosana</i>
台灣瘤足蕨 |
| 8. <i>Pieris taiwanensis</i>
台灣馬醉木 | 16. <i>Dryopteris formosana</i>
台灣鱗毛蕨 |

拉拉山的台灣水青岡
森林剖面圖
Profile of Taiwan beech
forest in the Lalashan.

此型位於蘭陽溪以北，為台灣水青岡森林海拔平均分布最高者。由於台灣北部山地氣溫隨海拔增加而快速遞減，因此海拔植群帶有壓縮之現象產生，導致櫟林帶上層的台灣扁柏及台灣鐵杉的分布海拔下降，形成與台灣水青岡3種植物為優勢物種的針葉樹與落葉闊葉樹的混合林，但地被層仍以玉山箭竹為主要優勢物種。

櫟林帶下層的台灣水青岡森林 除了以上2個台灣水青岡的大族群外，位於低海拔的烏嘴山和大白山、蘭崁山或阿玉山西峰等地，海拔約在1,300~1,600公尺，都屬於面積小於40公頃以下的小族群，夏季都有雨霧繚繞，而冬季偶有降雪，位在櫟林帶下層。



蘭陽溪南北岸的台灣水青岡森林
Taiwan beech forests in the north and south shores of Lanyang River.



水青岡森林（攝於蘭崁山，台灣）
Taiwan beech forest



台灣水青岡森林（攝於大白山，台灣）
Taiwan beech forest

這些植物社會內的物種組成變異較大，主要有較多低海拔的物種，蘭陽溪的北岸（鳥嘴山及阿玉山）有烏心石、香桂、大葉石櫟及台灣八角金盤等；南岸的大白山、蘭崁山山區則有油葉石櫟等不同的物種。依物種組成來看，這幾個小族群多為台灣水青岡森林在低海拔的分布邊緣，對於氣候之變化更為敏感，當氣候發生改變時，這些植群型往往最先受到影響，因此可做為台灣水青岡植群動態及監測之指標。（見P.58上圖）

玉山箭竹——難纏的競爭對手

台灣水青岡成熟樹木高大挺拔，但幼苗時期卻要經過一番折騰才能成功長成大樹。這是因為台灣水青岡森林下面多有許多低矮竹子——玉山箭竹，佔據大多數生長空間，遮住其他植物生長所需要的大部分陽光，其地下莖也阻止其他植物根系生長，它們幾乎遍布林地，很難留出一絲空間給其他植物生長。

玉山箭竹的生長方式是由土底下的植物體部分產生地下莖，靠著



地下莖擴展地盤。玉山箭竹的地下莖一直在土中延伸，然後到某一個定點開始長出新竹稈，而它們每長出新竹稈都是一叢一叢的個體，但基部之間卻是相連的。依靠這種無性繁殖方式，玉山箭竹的擴展非常迅速。

雖然如此，但還是有一些低矮的草本植物勉強能生活在玉山箭竹叢下面，如台灣瘤足蕨 (*Plagiogyria formosana*)、長葉鱗毛蕨 (*Dryopteris sparsa*)、魚鱗蕨 (*Acrophorus stipellatus*)、台灣堇菜 (*Viola formosana*) 等。

另外還有將來會長成樹木的木本植物小苗，例如昆欄樹、阿里山灰木、短柱山茶及賊仔樹 (*Tetradium glabrifolium*) 等，但卻幾乎沒有發現台灣水青岡幼苗，顯示台灣水青岡在林地中難以自然更新。

疏葉卷柏 蕨類，植物體像蜈蚣般匍匐狀，葉片小巧玲瓏，在莖上整齊左右平行排列，常生長在森林邊緣。

尖葉耳蕨 蕨類，莖直立，密被褐色鱗片，葉叢生，披針形，羽片線形，小羽片歪斜，邊緣有針刺。



疏葉卷柏 *Selaginella remotifolia*



尖葉耳蕨 *Polystichum parvipinnulum*

魚鱗蕨 蕨類，因葉軸和羽軸交接處有鱗片，整體葉片似三角形，生長在最下面的羽片最大，孢膜魚鱗形，故稱魚鱗蕨。

台灣瘤足蕨 蕨類，葉片一回羽狀複葉，葉背白色，一片片葉片從土裡一處叢生而出，出現在台灣中海拔雲霧繚繞的霧林帶。



魚鱗蕨 *Acrophorus stipellatus*



台灣瘤足蕨 *Plagiogyria formosana*

銅山地區台灣水青岡森林內地被層植物種類名錄 The species of the herbaceous layer in Taiwan beech forest		
科名 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name
卷柏科	疏葉卷柏	<i>Selaginella remotifolia</i>
瘤足蕨科	台灣瘤足蕨	<i>Plagiogyria formosana</i>
鱗毛蕨科	魚鱗蕨	<i>Acrophorus stipellatus</i>
	尖葉耳蕨	<i>Polystichum parvipinnulum</i>
石竹科	阿里山繁縷	<i>Stellaria arisanensis</i>
禾本科	玉山箭竹	<i>Yushania niitakayamensis</i>
桔梗科	山桔梗	<i>Peracarpa carnosia</i>
馬兜鈴科	大花細辛	<i>Asarum macranthum</i>
堇菜科	台灣堇菜	<i>Viola formosana</i>
酢漿草科	台灣山酢醬草	<i>Oxalis acetosella</i> subsp. <i>griffithii</i>
蓴麻科	赤車使者	<i>Pellionia radicans</i>
薔薇科	紅腺懸鉤子	<i>Rubus sumatranus</i>



玉山箭竹 *Yushania nitakayamensis*



大花細辛 *Asarum macranthum*



台灣堇菜 *Viola formosana*

玉山箭竹 為台灣生長海拔最高的竹類，與一般竹類比起來很矮小；適應力極強，體型變化很大，在森林底下可生長到2公尺，但在強風處可變得低矮，這是它適應環境的方法，其活力旺盛的地下莖無性繁殖，可形成廣布的箭竹海，很少利用有性繁殖，並會干擾其他植物的生長繁殖。

大花細辛 多年生草本，葉片三角形，葉表面有白斑，花為三片萼片聚合，無花瓣。

台灣堇菜 多年生草本，葉心形，有鋸齒，具匍匐走莖，花紫色或近白色，花瓣有類似微血管的紫色條紋，喜歡生長在山路邊坡、岩壁縫隙或森林邊緣。



台灣山酢醬草 多年生草本，與小時候經常聽說的「有可能看到4片葉片的幸運草」同科，長相也很像，但葉片比較扁，不像平地見到的那麼圓，花白色有細紋，喜歡生長在陰涼潮濕處。



台灣山酢醬草

Oxalis acetosella subsp. *griffithii*

赤車使者 多年生草本，莖有毛，葉歪卵形至披針形，花綠色，喜歡生活在陰涼潮濕處。

紅腺懸鉤子 常綠性灌木，莖可攀附至其他植物體或外物上，有紅色腺毛及銳刺，葉子有柔毛，花白色，花瓣5枚，因和草莓同科，果實生長方式和外觀類似草莓，為紅色可食用。



赤車使者 *Pellionia radicans*



紅腺懸鉤子 *Rubus sumatranus*

林下小苗實驗 為了試驗玉山箭竹和樹冠孔隙對林下木本幼苗的影響，進行將玉山箭竹叢清除的試驗，並搭配樹冠層孔隙的有無，和未清除玉山箭竹的區塊進行比較。





(a) 玉山箭竹葉片
The leaves of *Yushania niitakayamensis*



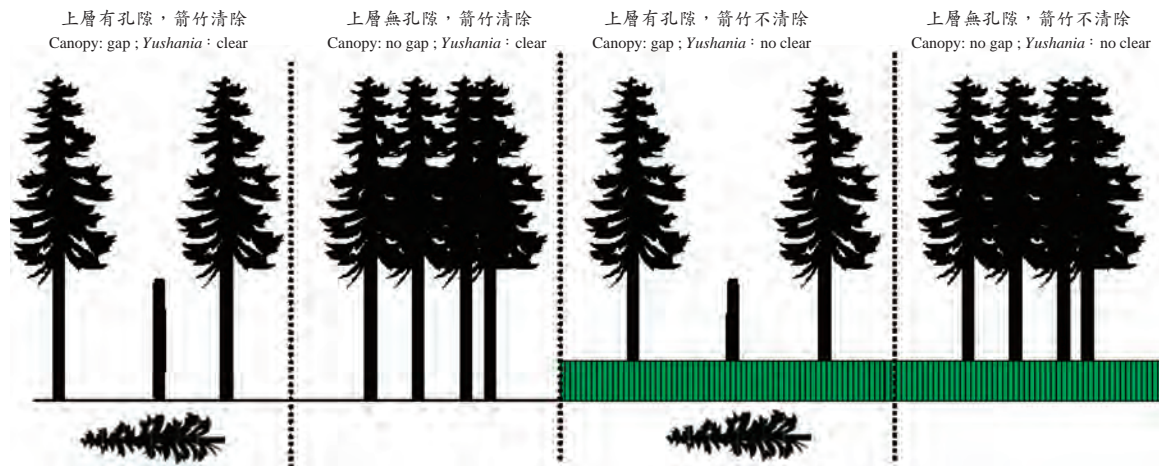
(b) 林內的玉山箭竹生長狀況
The sites with *Y. niitakayamensis* intact



(c) 清除林內箭竹後的森林下層
The understory cleared of *Y. niitakayamensis*

實驗組別總共有4種不同的環境，分別是（1）上層有冠層孔隙，箭竹清除；（2）上層無冠層孔隙，箭竹清除；（3）上層有冠層孔隙，箭竹不清除；（4）上層無冠層孔隙，箭竹不清除。

結果顯示，不管是在什麼種類的環境下，阿里山灰木、高山新木薑子是出現幼苗數量最多的樹種；假繡球和昆欄樹明顯較喜歡出現在清除玉山箭竹的環境下，清除玉山箭竹明顯有利於這2個物種幼苗的發芽。



試驗幼苗更新狀況的4種類型樣區。
Regeneration status of the seedlings in four types of experimental plots
(Note: Vertical lines respresent *Yushania niitakayamensis*)



ensis

各試驗類型樣區裡的小苗種類及數量多寡				
The species and numbers of seedlings in different types of experimental plots				
生育地 Habitat	孔隙 + 清除 Gap + clear	鬱閉 + 清除 Canopy + clear	孔隙 + 不清除 Gap + no clear	鬱閉 + 不清除 Canopy + no clear
物種 Species	數量 Number	數量 Number	數量 Number	數量 Number
阿里山灰木 <i>Symplocos arisanensis</i>	多 More	多 More	多 More	多 More
高山新木薑子 <i>Neolitsea acuminatissima</i>	多 More	多 More	多 More	多 More
白花八角 <i>Illicium anisatum</i>	少 Less	無 No	無 No	無 No
短柱山茶 <i>Camellia brevistyla</i>	少 Less	少 Less	少 Less	無 No
薄葉虎皮楠 <i>Daphniphyllum himalaense</i>	少 Less	少 Less	少 Less	少 Less
假繡球 <i>Viburnum sympodiale</i>	多 More	多 More	無 No	無 No
昆欄樹 <i>Trochodendron aralioides</i>	多 More	多 More	無 No	無 No
賊仔樹 <i>Tetradium glabrifolium</i>	少 Less	無 No	無 No	無 No

至於樹冠層有沒有孔隙，這個狀況對幼苗影響並不是那麼大，原因可能是台灣水青岡森林內根拔樹（樹木連根拔起）較少，林內的孔隙大多是因幹折（樹幹折斷）或頂枯（樹木頂端枯萎）形成，孔隙面積較小，入射的太陽光量跟沒有孔隙的環境下相差不大之故，然而這些實驗地中都沒有台灣水青岡小苗，可能是必須配合種子的豐年，或大量箭竹死亡或減少才能更新，這仍值得繼續觀察。



昆欄樹幼苗
The seedling of
Trochodendron aralioides



短柱山茶幼苗
The seedling of *Camellia brevistyla*



假繡球幼苗
The seedling of *Viburnum sympodiale*

台灣水青岡的物候與繁殖更新

林世宗 · 巫智斌 / 撰文

台灣水青岡是落葉性樹種，隨四季變化而有抽芽、展葉、落葉、開花及結果等物候表現。物候資料的建立，不僅顯示植物的生長狀況，也反映了環境的變化。然而，調查顯示每4~6年才結實一次的台灣水青岡，其林下甚少發現小苗，森林更新面臨了問題。是哪一個環節出了問題？物候的研究及調查或許可以找出部分答案。



台灣水青岡秋季林相景觀（攝於銅山，台灣）
Autumn landscape of Taiwan beech forest

什麼是物候？

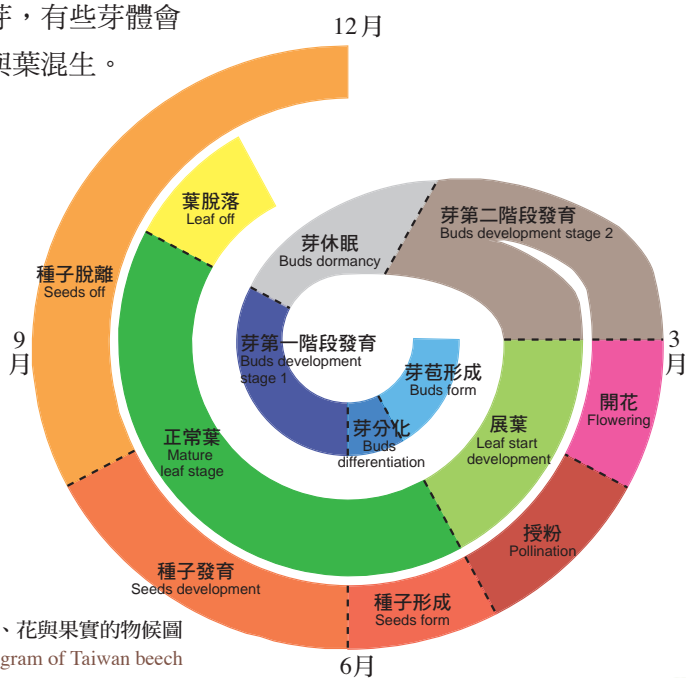
植物在自然中經過不斷演化與適應，形成各式各樣的形態構造與內在生理機制，在其生活史中，隨著時間而表現出相對應的生長發育規律，稱之為「物候」。

在生育地環境中，以日照長度、溫度及水分，對植物的生長週期影響最大。日照長度與季節變化、坡向及坡度有關。溫度隨海拔高度提升或緯度增加，產生梯度性變化。水分則受節氣、地形及位置所影響。所以，即便是同一樹種，也會因為以上綜合因素，造成生長季、繁殖期等物候週期提早開始或延遲結束。物候的調查，不僅顯示了植物內在遺傳及生理上的週期變化外，也反映著外在的地理環境及氣候變化。

林木是否能夠天然更新，取決於生活史中各階段的生長情形，植物的生活史可概分為發芽、生長及成熟繁殖等3個階段。從繁殖至發芽階段，隨著時間包括芽苞發育分化、開花授粉、種子效性、散播、下種、著床與發芽成苗等環節，均會影響其更新能力。

台灣水青岡的物候 水青岡屬植物隨時間有抽芽、展葉、落葉、開花、結果等形態表現，芽、葉及繁殖體在外觀形態上為重要的物候特徵，其中芽體為混合芽，有些芽體會有多片葉子、或雌雄花與葉混生。

台灣水青岡在3~4月新芽形成，至隔年的3~4月展葉開花，葉子壽命約8個月，葉子在開展初期為翠綠色，秋末葉子黃化脫落，落葉特性可以減少體內水分蒸散及能量消耗，有利於隨



台灣水青岡的芽、葉、花與果實的物候圖
Phenological diagram of Taiwan beech

後生長繁殖。花期為2~3週，開花授粉後雌花發育為種子，約在4個月後熟落，果實於秋季成熟與下種。

台灣水青岡森林常會同步開花結實，與養分資源及氣候條件有關，但並非每年都會結實，而是4~6年一次大量結實。種子本身空粒率高，下種期間，實粒常遭受昆蟲及動物吃食，影響種子發芽及更新成苗。下種量在9~10月達最大量，當種子著地後，台灣水青岡種子本身具有休眠性，並不會立即發芽，需經過一段低溫累積，解除休眠機制才可發芽。

經過一段冬天的考驗，大部分種子會在這段期間喪失活性，僅有少部分在下種後2個月胚根突破種皮發芽，此時原生地仍屬低溫潮濕的環境，常有霜害或下雪情形產生，延遲幼苗生長；當氣溫回暖，子葉才開始向上延展開裂形成種子苗。

種子苗約在2週後，子葉脫落形成幼苗，通常群聚於母樹周圍。在4~5月為幼苗大發生時期，而這個時間也是幼苗最脆弱的時期。

林木的成熟階段

林木成熟意即達開花結實的年齡。開花結實的年齡因樹種而異，同時也受生育環境與林木生育狀況影響。一般而言，陽性樹種之開花結實年齡較陰性樹種為早；如是同一樹種，生長在開闊環境的個體亦早於生長於陰暗環境者。

台灣水青岡開花結實年齡較遲。有研究顯示，由種子更新形成之水青岡森林木生長至40~50年生時發生開花結實，如由萌芽更新之林木則開花結實年齡會提早。

雖然台灣水青岡在豐年時下種量高，但其生育地環境下層的箭竹有極高的覆蓋度，因此幼苗能夠順利成長的機率並不高。

台灣水青岡芽體的發育

台灣水青岡的芽互生於枝條上，「頂芽」及「腋芽」清楚可辨。芽體外包覆的鱗片呈覆瓦狀排列，肉眼可見的鱗片數約20~24片，脫落時則遺留長約0.3~0.5公分的「芽鱗痕」於枝條上。豐年時，大多數的芽為「混合芽」——葉、雄花與雌花皆生長於同一芽體中。欠年時，則呈現「營養芽」的型態，也就是只長出葉的葉芽。

芽體發育過程 台灣水青岡於3月入春開始出現新芽體，芽體外所包覆的芽鱗具保護及防止脫水功能，芽鱗數量自4月開始持續增加至11月。芽體發育初期變化不大，6月入夏時芽體開始持續變大。林木生長至成熟階段，芽體才會開始分化成花芽。



台灣水青岡的芽苞發育初期
Initial development of Taiwan beech flower bud



台灣水青岡的芽
Buds of Taiwan beech



紡錘狀體之花芽
The subulate buds of flower



尖錐形之葉芽
The pyramid buds of leaf



台灣水青岡花芽發育之形態變化
Morphological appearances from buds to flowering



幼葉的葉背中肋有白色毛叢
White villous on the midrib

台灣水青岡在初春形成的芽體尚小，會逐漸生長發育至7月間分化為葉芽或花芽，至11月進入休眠期，少有變化。隔年1月芽體恢復生長，葉芽體逐漸變大長成尖橢圓形，花芽體形成飽滿之紡錘狀體。花芽分化期間，在芽體基部分化為雄花序，上部則分化為雌花序，雄花出現的時間較雌花為早。

台灣水青岡葉的發育

台灣水青岡在3月中旬芽體開始展葉，幼葉葉背的金色絨毛會逐漸脫落，6月中旬達到成熟，葉片質地會漸硬，色澤漸深，8月底黃葉出現，脫落以前，葉綠素會先崩解，最後呈現黃褐色，至11月中旬落葉，整個過程共歷時約240天。在葉片成熟後約1個半月的時間，葉綠素含量達到高峰，此時為光合作用最為旺盛的階段。隨著葉片的老化，葉綠素含量隨之降低，葉面也逐漸呈現黃色，最後衰老、乾枯而掉落。



葉芽展葉形態 Leaf bud expanding and gall



台灣水青岡葉上的蟲癭 Gall on the leaf of Taiwan beech

台灣水青岡於3月初將要開花展葉之際如遭霜害，會導致剛吐露出的幼嫩葉凍傷死亡。新葉展出之際，就常有蟲癭附著其上，也受蝶類或蛾類之幼蟲啃食。



台灣水青岡葉之四季變化（攝於銅山，台灣） Leaves change in seasons of Taiwan beech

台灣水青岡開花與結實

台灣水青岡的花芽為混合芽，於3月開花。花芽開展期間，芽上的鱗片大部分脫落，僅留存部分內側鱗片。花芽開展後，由基部至頂端分別為雄花序、葉片及雌花。雄花序會先綻放，花粉成熟後會飛散；雌花於總苞開裂後露出花柱，柱頭分泌粘性物質。台灣水青岡屬於「風媒花」，花粉飛散期間約3週，而雌花授粉期較短約1週。

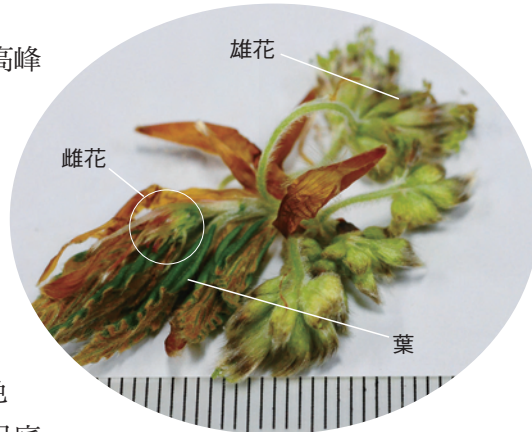
台灣水青岡花芽2月上旬開始膨大，至2月下旬有少數雄花出現，隨即開始展葉。約在3月中旬，幼葉出現後，雌花緊接著出現；3月下旬至4月上旬，雄花漸乾枯而雌花受精，子房開始發育；雄花於3月中旬達到最盛，雌花於4月中旬達到最盛，兩者花期相差約20天。部分芽體開展後隨即有蟲癭出現葉上，葉芽鱗片開裂、展葉時間較花芽晚半個月到1個月。

果實的發育過程 雄花在開花2~3週後陸續脫落，雌花則持續發育為果實，4月起果實大小及重量持續增加，至6月底外部形態不再變化，才開始有種實脫落，但這些種子質量輕，多為發育不完全或遭



受蟲害。下種量在9~10月達到最高峰，此時的種子較為飽滿、健全；下種時期直到隔年1月才結束。

台灣水青岡的堅果殼斗大多於8月開始開裂，堅果成熟時頂部突出殼斗些許。隨著堅果的成長發育，外觀逐漸從淡綠色轉為褐色，堅果的大小一直明顯的增長到5月底，之後便較無增長之跡象；質量則持續增加至8月間，期間種子含水率則已漸下降而成熟。



台灣水青岡花朵的構造
Flower structure of Taiwan beech mixed bud

開花率與結實率的調查 台灣水青岡於3月初開始開花，以拍照判釋以及望遠鏡目視觀測台灣水青岡開花的分布情形。母樹樹冠層劃分為上、中、下層後，各層再區分為左側、中、右側，共計九個區塊，目視判釋各區開花率空間分布。開花率是將百分比分為5等級，以此判釋每一區塊內所開的花所佔空間比率，後續之結實率亦可以目視法判釋。

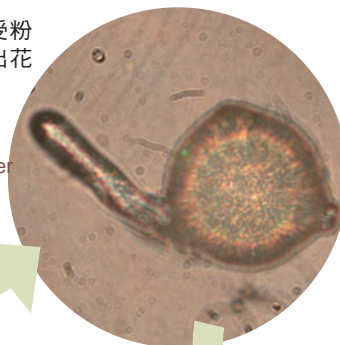
水青岡開花期間易遭受晚霜危害，導致幼嫩的花與葉死亡。生長於稜線光照充足的地方之開花率較高。母樹的結實可能受到花粉傳播的有效性、氣候如強風（颱風）摧折，以及生物性取食等因子所影響。台灣水青岡森林出沒的松鼠等嚙齒動物、鳥類及昆蟲的取食，也是影響結實的原因。有些昆蟲如小捲蛾（見P.143下照片）會在雌花內產卵，幼蟲孵化後吃食子葉及胚長大，造成種子活力喪失，甚至死亡。風為台灣水青岡主要授粉媒介，然而台灣水青岡的生育地終年濕氣高、雨量多，因而影響花粉傳播的有效性與結實。



雌花
Female flower



小配子體：受粉後的花粉長出花粉管。
Gametophyte :
The growing pollen tube after pollination



雄花
Male flower



台灣水青岡果實發育成長過程
The development process of propagule.



果實發育初期
Initial stage of fruit development



成熟的果實
Mature fruit



堅果與殼斗 Nuts and cupule



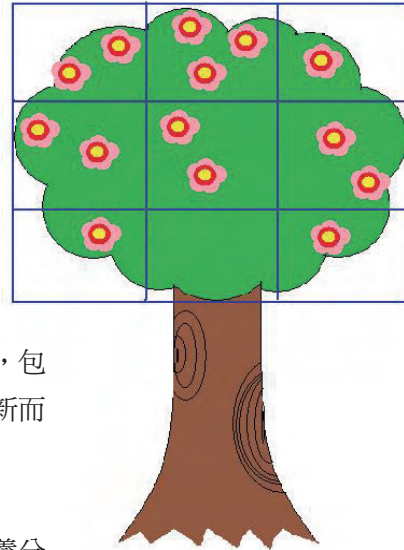
台灣水青岡的下種更新

據研究顯示，台灣水青岡生育環境有逐漸向北及高海拔地區退縮的趨勢，目前僅留存於北部少數幾個山頭，將面臨到退無可退的困境。林木是否能夠天然更新，取決於生活史中各階段的生長情形，包括發芽、生長及成熟繁殖階段。就下種更新而言，指的是繁殖至發芽這段過程。

林木間同步結實情形主要與氣候條件及養分資源有關，據以往的相關觀察，台灣水青岡大約4~6年會有一次大量結實，種實發育與下種過程中，會受到嚙齒類動物及昆蟲吃食等外在影響，種子本身亦會有發育不全及空粒的情形出現，種子發芽量少，因此推測台灣水青岡必須藉由大量結實來繁衍更新。

種子下種落地後不會立即發芽，因此形成土壤種子庫。隨著冬季的來臨，氣溫下降，地表常有結霜的情形，加上地處雲霧地帶，並在台灣東北部冬季有經常性的降雨，低溫潮濕的林地雖有利種子解除休眠，但卻容易讓種子喪失活力，因此種子在�種約6個月後不是發芽就是死亡。

台灣水青岡種子發芽對光並不敏感，主要受溫度及濕度所影響。種子下落林地約1~2個月後，



台灣水青岡開花率與結實率判釋之示意圖
Sub-diagram of flowering and seed set rate



結實纍纍的台灣水青岡
Full acorns on Taiwan beech



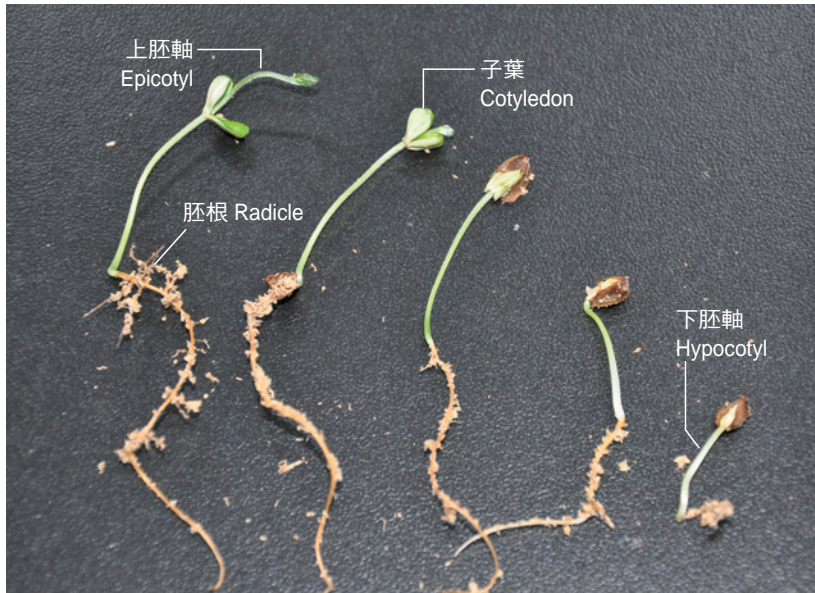
清除地表的箭竹後，進行台灣水青岡播種試驗。

Seed germination tests after clearing *Yushania niitakaymensis* under Taiwan beech forest.



台灣水青岡下種過後，寒流來襲的降雪使得地表被雪覆蓋。（攝於銅山，台灣）

The ground surface was covered with snow after seeding of Taiwan beech.



台灣水青岡種子的發芽過程 Seed germination process of Taiwan beech

胚根開始突出堅果皮，種子陸續發芽，此時根系持續緩慢地延展。台灣水青岡之發芽行為屬地上發芽型，春天氣溫開始回暖，子葉出土向上延展開裂為2片，子葉綠色具有光合能力，約在1個月後脫落，約1週隨即出現對生的真葉，真葉發育初期整片葉子披有白色細毛，細毛在1個月後脫落。種子苗在3~4月間形成，此時十分脆弱，易大量死亡，在低光下難以生存，而台灣水青岡森林的地被常有箭竹高密度覆蓋，導致光度不足，限制台灣水青岡的下種更新。台灣水青岡幼苗的生長表現，以地被無箭竹之開闢地較好。



台灣水青岡發芽苗 Germinated seedling of Taiwan beech

台灣水青岡種實的發芽、儲藏與育苗

楊正釧／撰文

台灣水青岡是目前「文化資產保存法」法定5種珍貴稀有植物之一，也是唯一的闊葉樹種。因其族群分布區域狹隘，所以農委會將其評定為「易受害」之保護等級，希望藉由保育措施來加強保存之。這一章節介紹台灣水青岡種實的儲藏性質、發芽條件與機制，冀望這樣的研究成果能供作將來復育之參考資料，並在區外保育或現地保育的策略上提出明確的建議。

台灣水青岡種實的成熟

台灣水青岡即使是在豐年，也並非每株母樹都能開花結實，以位於宜蘭縣南澳鄉銅山海拔1,750~1,830公尺稜線之族群為例，該族群為本種最容易結實者，在2001、2006與2010等3個結實年度，估計分別也只有30%、35%與55%的母樹結實。



位於宜蘭縣南澳鄉銅山之台灣水青岡族群

The population of Taiwan beech of Tongshan of Nanao Township, Yilan County.



台灣水青岡果實於8月中旬開始成熟，果實轉呈黃褐色，並開始陸續裂開釋出種子。
Fruits of Taiwan beech often start to mature in the middle of August. They became yellowish-brown and split open to disperse seeds.

台灣水青岡的果實成熟期約在每年的8月中旬到9月下旬之間，以銅山族群為例，於2001、2006與2010等3個結實年度，都是在8月中旬開始有少數結實母樹的果實成熟開裂，大約到10月上旬會全部熟裂完畢。果實是否成熟可以從動物的行為中觀察到，當鳥類及松鼠開始佔據某一母樹搶食時，即顯示該母樹的果實開始熟裂。

同一單株的果實成熟開裂時間還算一致，雖無法在短期內一致熟裂，但估計會在10天內集中開裂。不同單株之間的果熟開裂時間則頗不一致，故這個位於同一棲地的族群果實熟裂期約有50天，在此期間，不同單株的果實交替成熟，此應與開花的先後有關。

台灣水青岡種實的採收與處理

為求收穫種子的品質，果實採收的時間點必須精確掌握，所選擇的時間點必須是在種子已成熟、但果實尚未開裂之時，但為求兼顧收穫量，在約有10~20%果實已裂開而露出褐色種子時，就是良好的採收時間點。此時採收雖會造成已熟裂種子的散落，但可以確保其他所採獲的種子具有良好的成熟度。

將殼斗均已呈成熟黃褐色之果實帶枝葉採回後，置於室內陰乾以利種子脫粒，經1~2日之陰乾即可使果實完全裂開，此時用敲枝條即可將種子分離出來，再以網篩及風選等作業來過濾、汰除雜質，以獲得純淨種子。



採種人員徒手攀爬高大的台灣水青岡，以人工方式採收種實。

The collectors climbed up the mature tree of Taiwan beech and collected seeds.

因台灣水青岡種子的空粒率（無種仁種子的比率）甚高，故將純淨種子先以95%酒精進行液選，再將下沉種子以風選機風選，最後才能篩選獲得種仁飽滿的種子。



台灣水青岡種子資料

以2006年在宜蘭縣南澳鄉銅山地區採收到的台灣水青岡種子為例，相隔10天所採獲的2批種子均具有很高的空粒率，第1批種子的實粒率（具有種仁種子的比率）為11.29%，第2批種子的實粒率則更低，僅4.06%，總計實粒率只有6.64%。第1批採獲的種子明

風選機利用重力原理，用風力將台灣水青岡種仁飽滿種子與空粒區分開來。

Based on gravity principle, seed blower separated filled seeds of Taiwan beech from empty seeds and debris by blowing.



台灣水青岡的成熟種子 The mature seeds of Taiwan beech

顯較第2批為小，將此2批種子合併計算，平均每公升有12,220粒種子，平均每千粒重33.6 g。

2006 年，在宜蘭縣南澳鄉銅山地區所採獲的台灣水青岡實粒種子資料 Information on filled seeds of Taiwan beech from Tongshan of Nanao Township, Yilan County in 2006.		
	第 1 批 Seedlot 1	第 2 批 Seedlot 2
採集時間 Collection date	2006/8/26	2006/9/5
新鮮種子含水率（%，鮮重） Moisture content (%，FW basis)	8.7	11.6
種子長度（公厘） Seed length (mm)	7.48	8.47
種子寬度（公厘） Seed width (mm)	4.73	5.18
種子厚度（公厘） Seed thickness(mm)	3.73	4.07
每公升粒數 Number of seeds / L	15,130	9,310
千粒重（公克） Thousand seed weight (g)	26.4	40.8

銅山族群最近一次結實豐年發生在2010年，這年大量結實的母樹數量明顯較上一個豐年（2006年）為多，不過，各單株的種子空粒率也是很高，且差異很大，實粒率在0.3%~37.8%之間，平均為19.7%，較2006年者（6.64%）高出很多，足見該年有較佳的授粉率。這可能與授粉昆蟲的活動有關，而昆蟲的活動又與氣候息息相關，推論可能因為當年春雨較少，致使昆蟲的發生及花粉的沾黏授粉較容易發生之故。

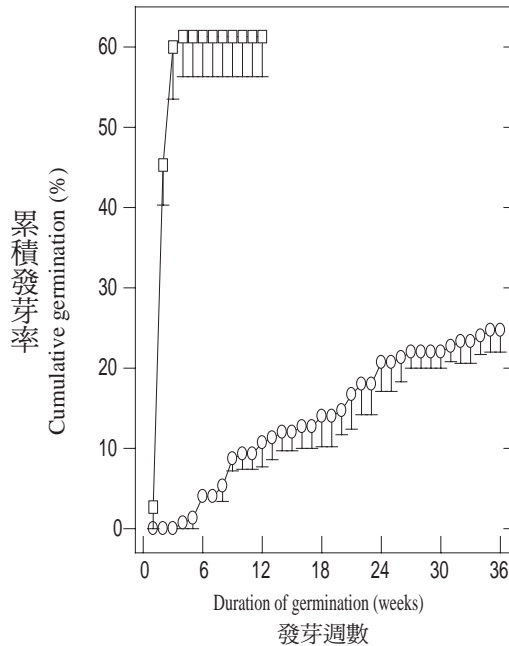
2010年所採集的種子中，台灣水青岡各單株所生產的種子大小差異頗大，每公升有8,050~11,588粒不等，顯現野生族群不同個體間所生產的種子存在著明顯的差異性。

台灣水青岡種子的休眠與發芽

台灣水青岡種子具有深度休眠的特性，播種後不易發芽，且發芽零散。以2006年所採獲的種子為例，本批新鮮種子立即以30/20°C變溫條件來發芽，經12週的發芽期後，所得的發芽率為10.7%，且平均發芽日數高達54.4日，種子在第4~12週零散陸續發芽。即使將發芽期延長至36週，其發芽率也只有24.7%。然而，剪開未發芽種子後，可看到大部分種子的種仁還是呈現健康狀態，顯示這些種子仍處於休眠狀態。

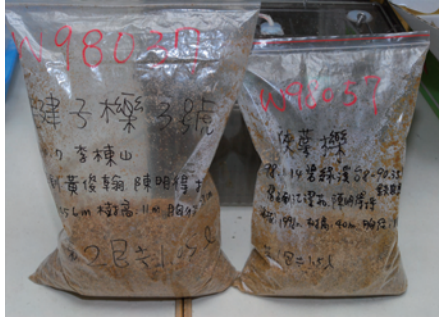
低溫層積 低溫層積能有效解除台灣水青岡種子之休眠。2006年所採獲的種子經4°C層積2個月後的發芽率為61.3%，較新鮮種子發芽率（10.7%）顯著提升，且會在4週內完成發芽。當12週之發芽期結束後剪開未發芽種子，發現這些種子均已腐敗。因此，4°C層積2個月就能完全解除台灣水青岡種子之休眠。

經層積4個月處理後之種子發芽率為58.7%，亦較新鮮種子發芽率顯著提升。然層積2個月與4個月者之發芽率無顯著差異，顯示種子發芽率在層



台灣水青岡種子直播（○）與經4°C層積2個月處理（□）後播種的累積發芽率。

The cumulative germination percentages of seeds with immediately sowing (○) and after the pretreatment of 2-month stratification at 4°C (□). Vertical bars represent the mean \pm standard error

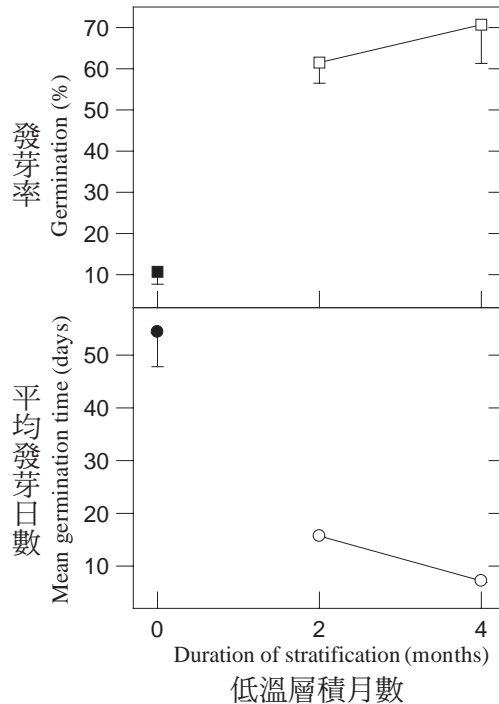


種子的休眠通常可以「低溫層積」來解除之，一般的作法是以稍濕之水苔將種子保濕於4°C環境中一段時間。

Low-temperature stratification is always used to break seed dormancy. Seeds are stored with moist *Sphagnum* mosses for a period of time at 4°C in general.

經4°C層積2與4個月，台灣水青岡種子的發芽率（□）及平均發芽日數（○）。■與●分別為新鮮種子之發芽率與平均發芽日數。

The mean germination time and the germination percentage of seeds of Taiwan beech with stratification at 4°C for 2 and 4 months. The filled square (■) and circle (●) respectively represent the germination percentage and mean germination time of fresh mature seeds. Vertical bars represent the mean ± standard error



積時間超過2個月後已無法再有效提升。另當層積時間超過4個月後，種子會在此無光環境下自行發芽；且層積時間達6個月後，有活力之種子就全部發芽完畢。

低溫層積不僅提高發芽率，也加快發芽速度。種子經層積2個月後的平均發芽日數為15.7日，較新鮮種子者（54.4日）顯著降低；經層積4個月後之平均發芽日數又再降低為7.3日。

實驗結果顯示，生長於亞熱帶的台灣水青岡，其種子與溫帶產的水青岡一樣具有深度休眠特性，2個月的4°C層積能完全解除其休眠性，此休眠特性與歐洲水青岡種子極為相似，後者需在3~5°C層積至少經28日才會解除休眠。而美國水青岡則需低溫層積3個月以解除休眠。

台灣水青岡種子的儲藏

種子儲藏行為的分類 種子儲藏行為是以「成熟種子對乾燥的忍耐程度」來分類，有「正儲型」、「異儲型」與「中間型」3大類。正儲種子能耐乾燥，當種子含水率被降低至5%時仍活力不失；此類型種子的儲藏壽命是隨著儲藏溫度與種子內水分含量的降低而延長。相對的，異儲型種子非常不耐乾燥，若其含水率降到12~31%以下時，種子活力會隨著脫水程度的增加而持續下降。

變溫發芽

實驗室進行種子發芽研究時，會以植物生長箱來模擬種子發芽時所需的溫度變化，例如台灣水青岡的發芽溫度條件為30/20°C

變溫，即模擬白天環境：溫度30°C，有光照，時間為8小時；模擬夜間環境：溫度20°C，無光照，時間為16小時。



植物生長箱中正在進行的種子發芽實驗

Seed germination test in a plant growth chamber

種子儲藏行為之類型與其儲藏條件 Categories of seed storage behaviors and storage conditions			
種子儲藏行為 Seed storage behaviors		儲藏時適當的種子含水率 Seed moisture content when suitable stored	儲藏溫度 storage temperature
正儲型 Orthodox		3~7%	零下低溫 Subzero temperatures
異儲型 Recalcitrant	溫帶異儲型 Temperate recalcitrant	成熟種子之含水率 35~50% Mature seeds at MCs of 35~50%	0~5°C
	熱帶異儲型 Tropical recalcitrant	成熟種子之含水率 35~50% Mature seeds at MCs of 35~50%	不宜儲藏 Unsuitable for storage
中間型 Intermediate	溫帶中間型 Temperate intermediate	一般為 10~12% The average MCs of 10~12%	<5°C
	熱帶中間型 Tropical intermediate	一般為 10~12% The average MCs of 10~12%	>10°C

多數異儲型種子不僅非常不耐旱，甚至對溫度也很敏感，當所處環境溫度低於10~15°C時，就容易衰敗死亡，尤其是產於熱帶的異儲型種子。因此，異儲型種子可依「對溫度的敏感性」再區分為「溫帶異儲型」及「熱帶異儲型」2類。



正儲型種子乾燥後以鋁箔袋密封儲藏於-20°C之情形
Dried orthodox seeds were immediately wrapped in aluminum foil bags and stored at -20°C.

溫帶異儲型種子的特性是不耐乾燥，但可以在0°C附近的溫度下儲藏，種子含水率應維持在35~50%間，儲藏期間需維持其呼吸作用，故適當的氣體交流非常重要；在能保

持較高的含水率及氣體交流情況下，其壽命可能達到1~3年。而熱帶異儲型種子較溫帶異儲型者更不耐乾燥及低溫，大都不能忍受近零度之低溫，甚而對15~20°C就呈敏感，種子很容易受低溫傷害而喪失活力。

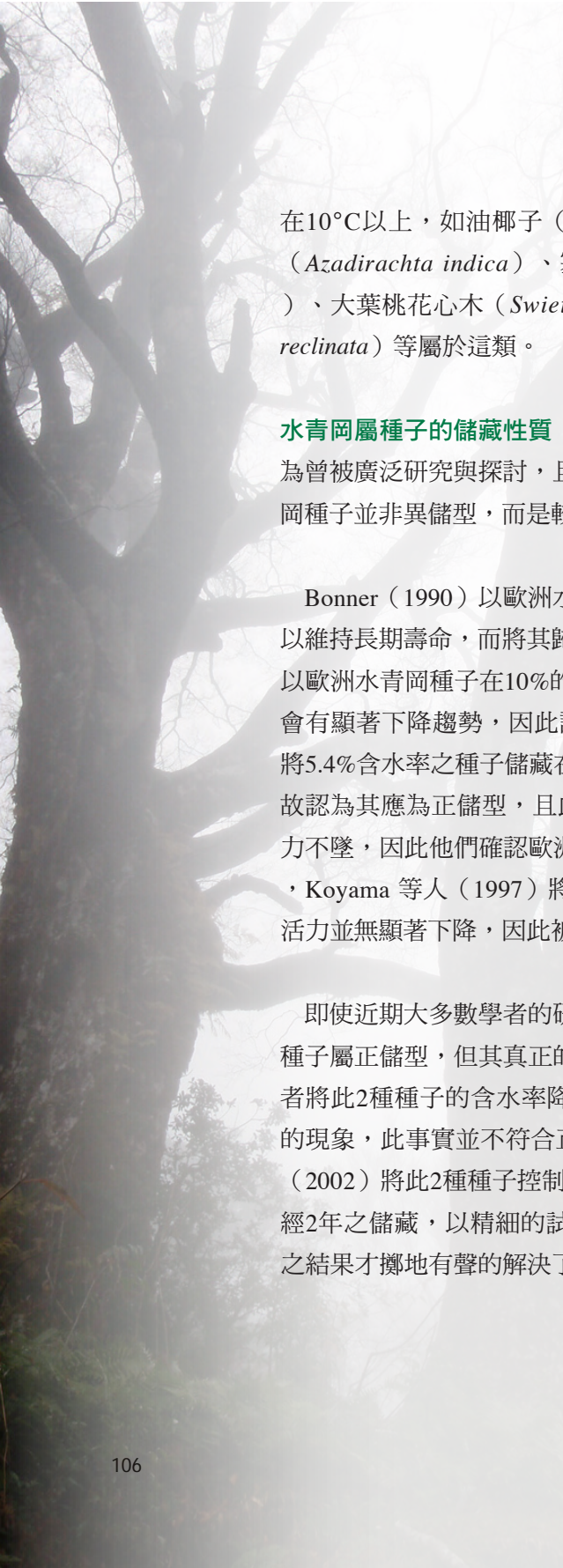


溫帶異儲型種子以水草保濕儲藏於4°C之情形
Temperate-recalcitrant seeds with moist sphagnum mosses were stored at 4°C.

除了正、異兩大類種子之外，另有研究發現咖啡及油棕等種子既不屬正儲型，亦非異儲型，故被分類為「中間型」。此類種子的特性是能耐乾燥，通常種子含水率可降至6~10%而不失活性，但對低溫敏感，一般在零下溫度儲藏時會迅速喪失活力，故需儲藏在較高的溫度如5~15°C，才能維持其壽命。

但之後陸續發現，某些溫帶產的中間型種子頗能耐低溫儲藏，於是將適存溫度在10°C以上者歸為「熱帶中間型」，而將適存溫度在5°C以下者歸為「溫帶中間型」。中間型種子最適當的儲藏溫度因植物而異，有些能耐零下低溫，有些則否，此與其所處的生態環境息息相關，也因之再區分為熱帶與溫帶中間型。

一般而言，產於溫帶的中間型種子較能耐零下低溫，保存這些種子最佳的溫度應該是在5°C以下，例如庫氏南洋杉（*Araucaria columnaris*）、檸檬與野生稻（*Zizania palustris*）等就是這類的種子。產於熱帶的中間型種子多不耐零下低溫儲藏，短時間的冷凍儲藏就會導致種子全部死亡，保存這些種子最佳的溫度應該是



在10°C以上，如油椰子 (*Elaeis guineensis*)、咖啡屬、印度楝 (*Azadirachta indica*)、塞內加爾桃花心木 (*Khaya senegalensis*)、大葉桃花心木 (*Swietenia macrophylla*)、野棗椰 (*Phoenix reclinata*) 等屬於這類。

水青岡屬種子的儲藏性質 歐洲水青岡與圓齒水青岡種子的儲藏行為曾被廣泛研究與探討，且多有爭議。近期的研究結果均指出水青岡種子並非異儲型，而是較偏向正儲型或中間型。

Bonner (1990) 以歐洲水青岡種子在典型正儲型儲藏條件下仍難以維持長期壽命，而將其歸類到「亞正儲型」。Gosling (1991) 則以歐洲水青岡種子在10%的種子含水率於-10°C儲藏時，種子壽命會有顯著下降趨勢，因此認為其屬中間型。然而Poulsen (1993) 將5.4%含水率之種子儲藏在-8°C，經2年後種子仍維持原有活力，故認為其應為正儲型，且此試驗持續至儲藏6年後，種子仍呈現活力不墜，因此他們確認歐洲水青岡種子為正儲型。至於圓齒水青岡，Koyama 等人 (1997) 將含水率8.7%的種子儲藏在2°C，經2年後活力並無顯著下降，因此被認為屬正儲型。

即使近期大多數學者的研究結果指出，歐洲水青岡與圓齒水青岡種子屬正儲型，但其真正的儲藏行為仍難以界定，因為先前許多學者將此2種種子的含水率降到5~9%時，種子活力確實有顯著下降的現象，此事實並不符合正儲型種子的定義。直到 Pedro and Ellis (2002) 將此2種種子控制在3~15%等多種含水率，在20~-20°C經2年之儲藏，以精細的試驗設計來探究其真正的儲藏行為，所得之結果才擲地有聲的解決了存在已久的爭議。



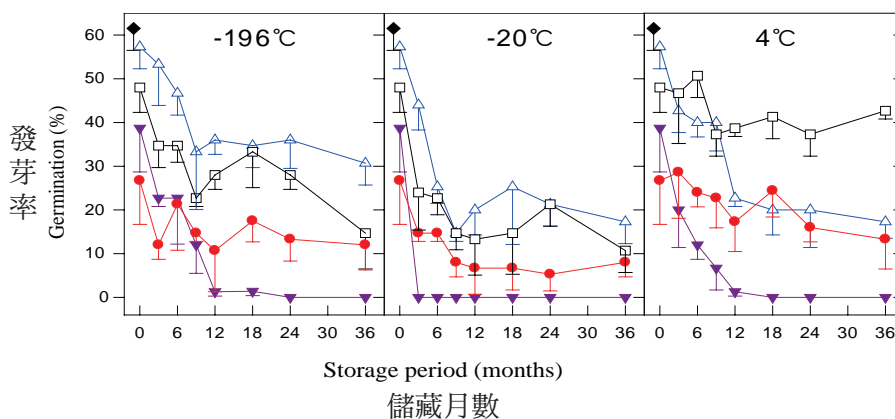
Pedro and Ellis 的研究結果顯示，此2種水青岡種子頗耐乾旱，含水率降至12~14%時種子活力並不減少，然而含水率從14%逐漸下降至3%時，其活力則有顯著下降現象，含水率約3%的種子雖大部分仍可存活，但分別已有11%與14%種子失去活力，此結果明顯有別於正儲型種子的儲藏行為。而且，當2種種子含水率被降到7.6~11.5%，隨即密封在20~-20°C（歐洲水青岡）或10~-20°C（圓齒水青岡）定溫儲藏後，種子活力均會呈現下降趨勢，故他們根據上述結果，明確判定此2種水青岡種子均屬中間型。且保存此2種水青岡種子最佳的條件分別是將含水率降低至7.8~11.5%與7.6~9.5%，以-10~-20°C儲藏之。

顯然地，歐洲水青岡與圓齒水青岡種子除了頗能耐乾旱之外，對零下低溫也較不敏感，必須在儲藏時間稍長後才會呈現出活力衰敗之趨勢，此為過去多位學者將其誤判為正儲型之原因。因此，它們均可歸類到溫帶中間型，然而卻較一般的中間型種子更耐旱，且有更低的適存溫度（-10~-20°C）。

台灣水青岡種子的儲藏性質 2006年所採獲的台灣水青岡種子經0~36個月乾藏後，以不同含水率與儲藏溫度的處理，實驗其對種子活力的影響。

研究結果顯示，台灣水青岡種子能耐乾旱，當含水率剛被調控至6%時，大部分種子均仍能存活，此耐旱特性與正儲型種子頗為相似；但當種子含水率再下降時，活力則立刻顯著下降，此則與正儲型種子的耐旱特性有所差別。且各組不同含水率的種子均不耐零下低溫儲藏，經36個月儲藏後，發芽率均顯著下降；且當種子含水率太低（2%）或太高（13.4%）時，其種子活力都有較快的下降速率





不同儲藏溫度 (-196、-20與4°C) 與種子含水率 (2.0%~13.4%) 對台灣水青岡種子發芽率之影響。4級含水率種子儲藏於各不同儲藏溫度時，其種子活力均呈顯著差異 ($p < 0.0001$)。◆為新鮮種子之起始發芽率 (61.3%)。種子含水率 (鮮重) 分別是：●: 2.0%、□: 6.0%、△: 9.2% 與 ▼: 13.4%。

Effects of storage temperatures (-196, -20, and 4°C) and moisture contents (●: 2.0%, □: 6.0%, △: 9.2%, and ▼: 13.4%) on the germination percentage of seeds of Taiwan beech. Survival of seeds with the 4 water contents significantly differed ($p < 0.0001$) at each temperature. The initial germination percentage of fresh mature seeds (◆) was 61.3%. Vertical bars represent the mean \pm standard error.

，可見台灣水青岡種子在零下低溫之存活能力明顯有別於正儲型種子。

當種子儲藏在4°C時，在經36個月儲藏後以含水率約6%的種子較能維持活力。相同地，含水率高或低於此範圍都較不利於種子活力之維持。實驗結果充分顯示出台灣水青岡種子屬於中間型。

台灣水青岡、歐洲水青岡與圓齒水青岡種子的儲藏性質均屬中間型，且耐旱特性亦頗為相近；後2種水青岡種子的含水率降至12~14%時，種子活力並不減少，但當含水率再下降至3%時，則活力呈顯著衰退，但大部分種子仍存活，此含水率與活力的關係與台灣水



青岡者相似，但乾燥至含水率2%的台灣水青岡種子其活力已喪失一半。顯然地，台灣水青岡種子之耐旱性明顯遜於此二種水青岡。

保存歐洲與圓齒水青岡種子之最佳條件，分別是將含水率降低至7.8~11.5%與7.6~9.5%，以-10~-20°C儲藏之，2年後種子活力僅略低於起始點。本研究結果顯示，台灣水青岡種子的最佳儲藏條件是將含水率降至6~9%後儲存在4°C中，然3年後活力約已喪失30%。因此，歐洲與圓齒水青岡種子除了頗能耐乾旱之外，對零下低溫也較不敏感，必須在儲藏時間稍長後才會呈現出活力衰敗之趨勢，故其為中間型略偏正儲型之種子，此也是過去多位學者將其誤判為正儲型的原因。相較於此二種水青岡，台灣水青岡種子則具有較不耐旱之特性，較易被觀察判定為中間型種子。

以儲藏種子進行區外保育之可行性

台灣水青岡種子在4°C濕藏條件下不耐久藏，6個月後就幾乎全數發芽，也就是說，低溫濕藏並非暫時儲藏台灣水青岡種子的良好方法，但若為4個月內之短期儲藏，而且為了解除種子的休眠，低溫濕藏是相當適宜的作法。

如果進一步細究儲藏溫度對種子活力之影響，可以評估出儲藏台灣水青岡種子的最佳條件為先將其乾燥到含水率約6%，然後密封儲存在4°C環境中。在如此條件下儲藏3年後，約有70%種子仍有活力。

台灣水青岡為法定保護、最為珍貴稀有的植物之一，然因其種子

屬不耐長期儲藏之中間型種子，評估約10年內即應淘汰更新庫存種子。因此，若要以儲藏種子來進行本種的長期區外保育工作並不可行，建議其「珍貴稀有植物」的保育等級應予維持，且一旦區內保育工作遭到困難時，應即建造「種質保存園」等區外保育工作來加強保存之。

台灣水青岡實生苗的培育

台灣水青岡的種子苗生長困難，2006～2008年在林試所台北總所培育的實生苗均難以獲得很高的成活率，而且幼苗生長緩慢，尤其在冬季落葉後、春天回溫時，有很多幼苗無法展開新葉而死亡，此幼苗生長停滯的問題很可能與氣候不適或土壤缺乏共生菌有關。因此，在2008年將約600株幼苗移到最為接近原生地的林務局羅東林管處太平山工作站蘭台苗圃（海拔950公尺）繼續培育，在移盆換土後幼苗生長緩慢的問題依然沒有改善。

於2009年挖掘銅山族群母樹細根附近的泥土混入育苗介質，以探討幼苗生長緩慢是否與共生菌有關。2009年12月30日將胚根剛突出

種質保存園

以人為的方法，蒐集重要或稀有植物在各族群的多個單株，一齊栽植於某個適合的生育地，以為此物種作區外保存工作。故種質保存園內的重要或珍貴稀有植物的植株蒐集對象，必須儘量涵蓋該種的種內遺傳多樣性。

的幼苗於台北植物園的溫室中進行育苗試驗，試驗組與對照組（未加入原生地土壤）各50株，這些幼苗都是約是在3~7天後子葉即展開，真葉約在7~14天後展開。

在幼苗成活率方面，對照組在1個月後成活率為96%，18個月後降至70%；試驗組在成活表現上反而較差，在1個月後成活率即降至84%，18個月後則降至52%。

在幼苗高生長方面，對照組1個月後平均苗高可達4.9公分，18個月後的平均苗高也僅為7.9公分；試驗組1個月後平均苗高為5.0公分，與對照組相近，18個月後的平均苗高也僅為9.2公分，與對照組未呈顯著差異。

初步試驗結果顯示，育苗介質加入母樹細根泥土的試驗組在幼苗成活率與高生長上並未優於對照組，因此，後續有關共生菌與幼苗生長之試驗正由更專業的研究人員進行中，期能徹底解決台灣水青岡人工育苗上的困難。



培育於林試所台北植物園的台灣水青岡苗木
The seedlings of Taiwan beech cultivated in Taipei Botanical Garden of Taiwan Forestry Research Institute.



台灣水青岡森林的動物

毛俊傑·賴玉菁／撰文

台灣水青岡森林的動物相（陸域脊椎動物）調查目的，在了解水青岡森林生態系對動物的重要性，調查地點選在水青岡森林面積最大的「插天山自然保留區」以及「太平山山毛櫸國家步道」座落的銅山地區。調查結果發現，台灣水青岡森林所出現的哺乳動物以中、小型的種類為主，其中以山羌的數量最多，也最普遍；在銅山地區，更支撐起一個以山羌為食的黃喉貂族群；在插天山上，則有珍貴的麝香貓出沒。台灣水青岡森林內所記錄的鳥類更高達31種，即使當地的日夜氣溫低，也仍有兩棲、爬行類動物出沒。

台灣水青岡森林內脊椎動物的調查方法

陸域脊椎動物包含了哺乳類、鳥類、爬行類及兩棲類等類群，而牠們的活動方式涵蓋了天上飛行、樹上及地面活動，以及地下掘穴等；要了解水青岡森林生態系與動物物種之間的相互關係，就需要調查這些動物的種類以及相對豐量。為了完整收集到陸域脊椎動物相的資料，必須多種調查方法同時進行，而這些方法也要盡可能地能在寒冷多雨的氣候條件下以及稜線崩塌地的地形中，持續穩定的收集資料。適應現地狀況的調查方法，搭配上照相器材、聲音記錄器以及陷阱等器材，不僅大大減少人力的損耗，也能讓整個動物相調查事半功倍。

紅外線自動照相機 多數哺乳動物的行蹤不易觀察，「紅外線自動照相」的定點架設，可以有效的記錄不易觀察的野生動物與夜行性動物，不但對動物的干擾少，也可以節省人力。在各調查樣區內尋找動物主要的活動獸徑，並於獸徑交會處，裝置紅外線自動照相機



架設於台灣水青岡森林下的紅外線自動照相機
Trail camera in the Taiwan beech forest

，在恆溫動物（如：哺乳類及鳥類）經過時，因紅外線感測溫度之變化，啟動相機拍照記錄。

捕鼠器 為確認小型哺乳類動物之物種，選擇有記錄到小型哺乳動物的相機樣區，架設「薛曼式捕鼠器」與台灣鼠籠，並以地瓜塗抹花生醬為誘餌，進行捕捉。



薛曼式捕鼠器 Sherman's trap

寬頻音聲記錄器 由於台灣水青岡森林下植物茂密，加上時常雲霧裊繞，透視度並不佳。為能確實記錄林內活動的鳥種，於春季（4月）鳥類活躍的季節，在林中架設了林務局委託研發之「寬頻音聲記錄器」。較寬廣的音頻範圍記錄能力不僅可以有效的記錄鳥類鳴叫聲，也可記錄兩棲類、稀有或夜行動物的鳴叫聲。在進行聲音辨



阻擋動物去路，使之被導引入蝦籠的導板集井式陷阱。
Fenced funnel trap that blocks and guides animal into traps.

籬，配合改裝蝦籠做成「導板集井式陷阱」，架設在銅山水青岡森林下進行兩棲爬行類及無脊椎動物調查。此陷阱每月開啟一次，每次連續開啟一週。

人工遮蓋板 另外，藉由特定日曬可及地點之「人工遮蓋板」的設置，可創造外溫動物（如：昆蟲及兩棲、爬行動物）進行傳導熱吸收之地點。遮蓋板是利用30×30公分的矽酸鈣板做成，以30公分的間距放置成長寬各4片蓋板的方陣。方陣通常位於水青岡森林中日光可照射之孔隙，每次調查時進行翻取，記錄板下躲藏之兩棲爬行動物種類。



人工遮蓋板的擺放，可讓兩棲爬行動物躲藏其下。
Calcium Silicate Boards provide hiding place for amphibians.

識後，即可知道鳴叫動物的種類及其活動時間。

導板集井式陷阱 爬行類動物的調查受限於外溫及不鳴叫等特性，使用的調查方法以導引及誘捕方式較為有效。在台灣水青岡森林內利用3公尺長、30公分高的矮圍籠，

台灣水青岡森林的中、大型獸類

台灣水青岡森林屬於低人為干擾之天然闊葉林，但由於多數面積小且侷限於山頂或稜線之上，腹地小且地勢陡峭，相對所能提供的資源量並不足以穩定的支撐大型動物族群，尤其是大型食肉目動物，因此本區的獸類是以中型的獸類為主，偶有大型的動物出現，如：水鹿及台灣野豬，但數量稀少。

台灣水青岡森林內中、大型獸類名錄 List of larger Mammalian species in Taiwan beech forest							
目 Order	科別 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	銅山 Tongshan	插天山 Chaianshan	特有性 Endemism	保育類 (註1) Protected
食肉目 Carnivora	貂科	鼬獾	<i>Melogale moschata subaurantiaca</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies	
		華南鼬鼠	<i>Mustela sibirica taivana</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies	
		黃喉貂	<i>Martes flavigula chrysoptila</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
	靈貓科	白鼻心	<i>Paguma larvata taivana</i>	+		特亞 Endemic subspecies	III
		麝香貓	<i>Viverricula indica taivana</i>		+	特亞 Endemic subspecies	II
	獾科	食蟹獾	<i>Herpestes urva formosanus</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
偶蹄目 Artiodactyla	鹿科	水鹿	<i>Rusa unicolor swinhoi</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
		山羌	<i>Muntiacus reevesi micrurus</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies	III
	牛科	台灣野山羊	<i>Capricornis swinhoi</i>	+	+	特有 Endemism	II
	豬科	台灣野豬	<i>Sus scrofa taivanus</i>	+		特亞 Endemic subspecies	
靈長目 Primates	獼猴科	台灣獼猴	<i>Macaca cyclopis</i>	+	+	特有 Endemism	III
註1：依據農委會發布之「保育類野生動物名錄」：I 瀕臨絕種保育類野生動物。II 珍貴稀有保育類野生動物。III 其他應予保育類之野生動物。 I Endangered Species。II Rare and Valuable Species。III Other Conservation-Deserving Wildlife。							



紅外線自動照相機拍攝到的公水鹿
Male Formosan sambar deer taken by the
Trail camera

水鹿 台灣最大型的鹿科動物，也是水青岡森林內最稀有的大型獸類。目前水鹿的紀錄僅出現於面積最大的銅山水青岡森林中，插天山水青岡森林中並沒有紀錄。而銅山也只有零星的活動足跡及自動相機拍攝的紀錄。



紅外線自動照相機拍攝到的山羌母子
Mother and cub Reeve's muntjacs

山羌 堪稱台灣水青岡森林中最優勢的小型鹿科動物，林內的數量多，且分布廣泛，是一種全日型活動的物種。山羌以林下的灌木、草本植物的葉、花及果為食。多為1或2隻個體同時活動，偶有3隻同時出現。在銅山的水青岡森林由於面積廣達1,200公頃，人為干擾少，完整的森林生態系提供山羌族群在此自由活動的重要棲地，同時也支撐了以山羌為食的黃喉貂族群，形成了一穩定且自給自足的生態體系。

態系提供山羌族群在此自由活動的重要棲地，同時也支撐了以山羌為食的黃喉貂族群，形成了一穩定且自給自足的生態體系。



紅外線自動照相機拍攝到小山羌吃奶的連續鏡頭
Serial photos of mother muntjac feeding a cub

台灣野山羊 俗稱「長鬃山羊」的台灣野山羊，在水青岡森林中的數量並不多。偏好於森林邊緣崩塌地活動的牠，活動模式為全日活

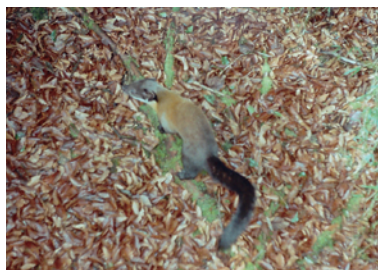
動，偶爾會出現於水青岡森林中，以植物嫩葉、嫩芽及果實為食。

台灣野豬 在水青岡森林數量及分布均十分稀少，根據現有的調查資料，僅出現於面積最大的銅山水青岡森林。台灣野豬拱土取食的過程中，能將森林土壤翻鬆，並將部分林下腐植質與土壤混合均勻，促進土壤養分的補充及循環。食性廣泛的台灣野豬，於水青岡結實豐年的落果期間，出現於林內的比例略為增加，應與取食水青岡落下的果實有關。



紅外線自動照相機拍攝到的台灣野山羊
Formosan Serow photo taken by Trail camera

黃喉貂 俗稱「羌仔虎」。將黃喉貂比擬做水青岡森林中的獅子並不為過，在面積最大的銅山水青岡森林中，住著一群黃喉貂，牠們的狩獵方式如同非洲草原上的獅子一般，以群體出獵的方式進行。當它們喜好的獵物——山羌出現時，2~3隻黃喉貂會一隻隻的爬到樹上，然後繞到獵物的後方，以包抄的方式追擊、獵捕山羌。由於水青岡森林的山羌為當地數量最豐富的中大型野生動物，銅山水青岡森林中的黃喉貂就如同非洲草原上，穩定當地生態系的關鍵種——獅子一般，扮演著維持水青岡森林生態系穩定的重要角色。



紅外線自動照相機拍攝到的黃喉貂
Formosan yellow-throated marten photo taken by Trail camera

麝香貓 插天山水青岡森林中，並無黃喉貂、白鼻心及食蟹獾等食肉目動物的出沒，但另有身手矯健的麝香貓出沒於此。麝香貓主要分布在台灣中低海拔潮濕、而植物茂密的森林。牠攝食的食物種類很多，但主要以甲蟲和昆蟲類為主。水青岡森林由於海拔較高，而

且多分布在狹窄的稜線陡坡，因此並不是麝香貓的主要棲息環境，所以麝香貓在本區雖然也有活動，但數量十分稀少。

台灣獼猴 中大型哺乳動物中，唯一能於水青岡森林木樹冠層及林地底層自由來去者，非台灣獼猴莫屬。善於爬樹的台灣獼猴通常於日間成群活動於水青岡森林及周邊林地之中，牠們會取食水青岡的嫩葉、花及果實，亦會取食林下灌木果實、芒草莖等植物及小型無脊椎動物。



發現紅外線自動照相機的小台灣獼猴 Formosan macaque who found the camera

華南鼬鼠 俗稱「黃鼠狼」，為中小型食肉動物，於銅山地區水青岡森林內受限於黃喉貂，因此數量稀少，但鄰近無黃喉貂出沒的人工針葉林中，數量豐富。而同樣無黃喉貂出沒的北插天山地區，雖非當地最大型的食肉動物（僅次於麝香貓），卻是數量最優勢的食肉獸。



誤入陷阱的黃鼠狼
Trapped Formosan weasel



鼬獾 Ferret badger

台灣水青岡森林的小型獸類

多數小型獸類的活動範圍小，對棲息地環境的依存度高。水青岡森林內的小型獸類種類豐富，但受限於掠食性動物，以地面活動為主的小型獸類（如：鼠類、鼯鼠），種類與鄰近的人工針葉林相仿，但數量較少。相反的，樹上活動為主的松鼠科動物，卻幾乎涵蓋了台灣此海拔區間活動的所有種類。

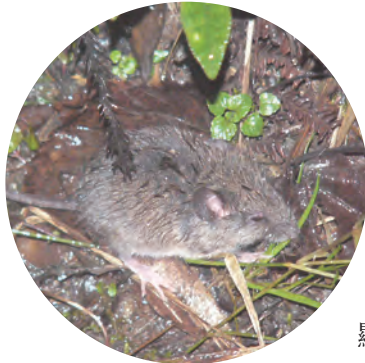
台灣水青岡森林內小型獸類名錄 List of smaller Mammalian species in Taiwan beech forest						
目 Order	科別 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	銅山 Tongshan	插天山 Chatianshan	特有性 Endemism
食蟲目 Insectivora	尖鼠科	台灣長尾鼯	<i>Soriculus fumidus</i>	+		特有 Endemism
翼手目 Chiroptera	蝙蝠科	金芒管鼻蝠	<i>Murina isodon</i>		+	特有 Endemism
齧齒目 Rodentia	松鼠科	台灣小鼯鼠	<i>Belomys pearsoni kaleensis</i>		+	特亞 Endemic subspecies
		赤腹松鼠	<i>Callosciurus erythraeus</i>		+	
		長吻松鼠	<i>Dremomys pernyi owstoni</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies
		白面鼯鼠	<i>Petaurista alborufus lena</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies
		台灣條紋松鼠	<i>Tamiops swinhoe formosanus</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies
	鼠科	台灣森鼠	<i>Apodemus semotus</i>	+	+	特有 Endemism
		黑腹絨鼠	<i>Eothenomys melanogaster</i>	+		
		高山白腹鼠	<i>Niviventer culturatus</i>	+	+	特有 Endemism

鼠類 水青岡森林內的鼠類有3種，體型從大至小依序分別為：高山白腹鼠、黑腹絨鼠及台灣森鼠，三者體型大小差異明顯。高山白腹鼠體型大，尾巴長，擅於爬樹。黑腹絨鼠體色黑亮，體型小，以植物種子、高山箭竹嫩莖、植物嫩葉為食，屬地棲性且數量稀少，對於潮濕環境下的箭竹林依存度高。台灣森鼠主要在森林底層活動



高山白腹鼠
Formosan white-bellied rat

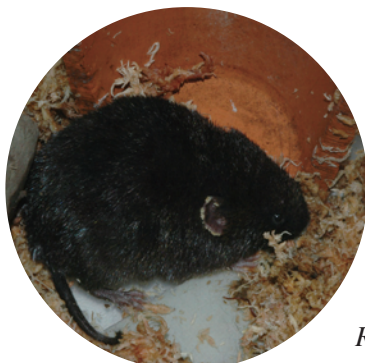
，過去研究指出，台灣森鼠偏好有人為活動的干擾環境，因本區並非台灣森鼠的主要棲地，因此數量並不豐富。另外，由於當地以鼠類為食的掠食動物（如：黃喉貂、黃鼠狼、貓頭鷹、瑪家龜殼花等），種類多且數量穩定，在這些掠食生物的捕食壓力之下，鼠類的種類及數量並不豐富。



台灣水青岡森林下躲雨的台灣森鼠
Formosan field mouse hiding under the beech tree in rain

在台灣水青岡結果時，這3種鼠類亦會取食水青岡的果實為食，但由於水青岡平均4~6年為一結實豐年，因此水青岡的種子對於當地的鼠類來說，只是幾年才出現一次的大餐。

松鼠 不同於地面活動的鼠類，水青岡樹上活動的松鼠種類多樣，且體型大小差異明顯，從小型且分布不普遍的條紋松鼠、長吻松鼠與小鼯鼠，到常見的赤腹松鼠及白面鼯鼠，均有出現的紀錄。這些松鼠在不同季節及日夜不同的時段，會前來取食水青岡的嫩葉、花及果實，並會棲居於水青岡的樹洞中，與水青岡森林的關係緊密。



黑腹絨鼠
Formosan black-bellied vole

蝙蝠 水青岡森林內活動的蝙蝠究竟有多少種？目前仍不得而知。根據文獻紀錄，水青岡森林內曾出現了小蹄鼻蝠（*Rhinolophus monoceros*）、台灣大蹄鼻蝠（



Rhinolophus formosae) 及金芒管鼻蝠等3種。不過，此次調查只發現金芒管鼻蝠。

銅山地區林內的金芒管鼻蝠，日間會躲藏在附生於水青岡樹皮上的蘚苔中休息，利用自身具絕佳隱蔽效果的體色做為保護。夜幕低垂之後，金芒管鼻蝠開始於林內穿梭並捕食昆蟲，水青岡森林內為數豐富的飛行性昆蟲，是金芒管鼻蝠重要的食物來源。



躲藏在苔蘚中的金芒管鼻蝠
Murina isodon hides in the moss for cover.

鼬鼯 會出現於水青岡森林中的鼬鼯，目前已知僅有俗稱「台灣煙尖鼠」的台灣長尾鼬。不同於嚙齒目鼠類的食性，體型嬌小的台灣長尾鼬以森林地被層的無脊椎動物為食；由於台灣水青岡森林的人為干擾極少，豐厚的枯枝落葉層涵養了許多無脊椎動物，因此台灣長尾鼬的數量頗豐，並成為此一生態系中，食肉目動物及以小型哺乳動物為主食的蛇類重要之營養來源。

台灣水青岡森林的鳥類

水青岡森林裡鳥類的種類及數量，遠高於當地其他的野生脊椎動物，但因位處於雲霧地帶的水青岡森林未經人為干擾開發，林內地被、灌木及樹冠層等，枝葉生長鬱密，再加上不時籠罩森林的霧氣，造成林內的目視穿透性不佳。因此，調查人員於林內進行鳥類調查時，無法有效目擊與辨識鳥種，而多需輔以「紅外線自動照相機



台灣水青岡森林內鳥類名錄

List of bird species in Taiwan beech forest

目 Order	科別 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	銅山 Tongshan	插天山 Chatianshan	特有性 Endemism	保育類 Protected
鴞形目 Strigiformes	鴞鵂科	黃嘴角鴞	<i>Otus spilocephalus hambroeki</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
		褐鷹鴞	<i>Ninox scutulata</i>		+		II
		灰林鴞	<i>Strix aluco</i>		+		II
		褐林鴞	<i>Strix leptogrammica</i>		+		II
鷲形目 Piciformes	啄木鳥科	大赤啄木	<i>Dendrocopos leucotos insularis</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
		綠啄木	<i>Picus canus tancolo</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
鵲形目 Cuculiformes	杜鵑科	鷹鵲	<i>Cuculus sparverioides</i>		+	特亞 Endemic subspecies	
雞形目 Galliformes	雉科	台灣山鷓鴣	<i>Arborophila crudigularis</i>	+	+	特有 Endemism	III
		竹雞	<i>Bambusicola thoracica sonorivox</i>		+	特亞 Endemic subspecies	
		藍腹鷓	<i>Lophura swinhoii</i>	+	+	特有 Endemism	II
		黑長尾雉	<i>Symaticus mikado</i>	+		特有 Endemism	II
鷹形目 Accipitriformes	鷹鵂科	鳳頭蒼鷹	<i>Accipiter trivirgatus formosae</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
雀形目 Passeriformes	畫眉科	白喉噪眉	<i>Garrulax albogularis ruficeps</i>	+		特亞 Endemic subspecies	II
		金翼白眉	<i>Garrulax morrisoniana</i>	+		特有 Endemism	III
		竹鳥	<i>Garrulax poecilorhynchus poecilorhynchus</i>	+	+	特亞 Endemic subspecies	II
		白耳畫眉	<i>Heterophasia auricularis</i>	+	+	特有 Endemism	III
		藪鳥	<i>Liocichla steerii</i>	+	+	特有 Endemism	III
		冠羽畫眉	<i>Yuhina brunneiceps</i>	+	+	特有 Endemism	III
		鱗胸鷓鴣	<i>Pnoepyga albiventer formosana</i>		+	特亞 Endemic subspecies	
	鶇科	台灣紫嘯鶇	<i>Myophonus insularis</i>	+		特有 Endemism	III
		虎鶇	<i>Zoothera dauma</i>	+			
	鴉科	松鴉	<i>Garrulus glandarius taiwanus</i>	+		特亞 Endemic subspecies	
		巨嘴鴉	<i>Corvus macrorhynchos</i>	+	+		
	山雀科	紅頭山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>		+		III
		煤山雀	<i>Parus ater ptilosus</i>		+	特亞 Endemic subspecies	III
		青背山雀	<i>Parus monticolus insperatus</i>		+	特亞 Endemic subspecies	III
茶腹鳴		<i>Sitta europaea</i>		+			
鵲科	黃胸青鵲	<i>Ficedula hyperythra innexa</i>		+	特亞 Endemic subspecies	II	
	黃腹琉璃	<i>Niltava vivida vivida</i>		+	特亞 Endemic subspecies	III	
雀科	褐鶯	<i>Pyrrhula nipalensis uchidai</i>		+	特亞 Endemic subspecies		



喙





紅外線自動照相機拍攝到的藍腹鷓
Swinhoe's Pheasant photo taken by Trail camera



紅外線自動照相機拍攝到的台灣山鷓鴣
Taiwan Hill Partridge photo taken by Trail camera

」及「寬頻音聲記錄器」進行調查，以提升調查效率。目前有記錄的鳥種約31種，除了多數為留鳥之外，亦有少部分的候鳥或過境鳥。

雉科鳥禽 中大型的雉科鳥類為水青岡森林常見的地面活動鳥類，以藍腹鷓、台灣山鷓鴣及竹雞最為常見，偶爾可發現黑長尾雉。這些雉科鳥類以林下的嫩芽、嫩葉、花、果實及小型無脊椎動物為食，通常於晨昏時刻出現覓食。



夜間，棲息在森林內的竹雞。
Chinese Bamboo Partridges sleep in the tree branch at night.



黃嘴角鴞 Mountain Scops Owl

貓頭鷹 目前記錄到在夜間出沒活動的貓頭鷹共有4種，分別為：小型的黃嘴角鴞、過境的褐鷹鴞、中大型的褐林鴞及灰林鴞。水青岡森林中的黃嘴角鴞以無脊椎動物及小型脊椎動物為食，褐林鴞與灰林鴞則以飛鼠、鼠類、鳥類等較大型的獵物為食。





樅鳥 Jay



黃胸青鶺 Thicket Flycatcher



黃腹琉璃 Vivid Niltava

鴉科鳥類 水青岡森林中經常可聽到巨嘴鴉「啊—啊—啊」的叫聲從上方掠過。巨嘴鴉為兼具食腐與雜食特性的鳥類，通常扮演森林中清除者的角色，亦會捕食其他動物。俗稱「樅鳥」的松鴉是取食水青岡果實的常客，時常出沒於水青岡森林的樹冠或林地底層，找尋食物。

鳴禽 清晨的水青岡森林，充滿熱鬧且悅耳的鳴叫聲。這些鳴叫聲多來自畫眉科、山雀科的鳥類。由於這些鳥種體型小，且身處茂密的林下灌木層及不時出現的薄霧中，因此時常只聞其聲，不見其影。



金翼白眉 Taiwan Laughing Thrush



紅頭山雀 Red-headed Tit



鱗胸鷓鴣 Pygmy Wren Babbler



紅外線自動照相機拍攝到長吻松鼠追逐白喉噪眉的連續畫面
Serial photos of a Owston's squirrel chasing a White-throated Laughing Thrush



大赤啄木鳥
White-backed Woodpecker

啄木鳥 未經人類干擾的台灣水青岡森林保留了大量的枯枝及枯木，是啄木鳥最佳的取食場所，這裡共記錄了大赤啄木及綠啄木等2種啄木鳥。林中不時可聽到這2種啄木鳥類鑿食木頭時發出的「叩—叩—叩」聲音。這些因鑿食所造成的樹洞，成為森林裡其他的小動物棲息及繁殖的場所。

台灣水青岡森林的蛇類及蜥蜴

台灣的水青岡森林多位於海拔1,500公尺以上的山區稜線，日夜氣溫低，加上雲霧裊裊造成高濕環境，並不有利於蛇類與蜥蜴之類的爬行類動物棲息。出現於林內的蛇類與蜥蜴，以適應潮濕森林底層，且自身溫度條件需求較低的中小型類群為主，如：赤尾青竹絲、瑪家龜殼花、白梅花蛇及台灣蜓蜥等。這些爬行類動物取食在當地活動的小型哺乳類、鳥類、蛙類，或是節肢動物及蚯蚓等無脊椎動物，維持水青岡森林內

台灣銅山水青岡森林的爬行類動物相					
List of reptile species in Taiwan beech forest					
目 Order	科別 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	特有性 Endemism	保育類 Protected
有鱗目 Squamata	黃頷蛇科	白梅花蛇	<i>Lycodon ruhstrati ruhstrati</i>	特亞 Endemic subspecies	
		台灣標蛇	<i>Achalinus formosanus formosanus</i>	特亞 Endemic subspecies	
	擬異齒蛇科	史丹吉氏斜鱗蛇	<i>Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri</i>	特有 Endemism	
	蝮蛇科	瑪家龜殼花	<i>Ovophis monticola makazayazaya</i>	特亞 Endemic subspecies	II
		赤尾青竹絲	<i>Viridovipera stejnegeri stejnegeri</i>		
	石龍子科	台灣蜓蜥	<i>Sphenomorphus taiwanensis</i>	特有 Endemism	

地表小型動物的數量及動態平衡。

赤尾青竹絲 堪稱台灣分布最廣的爬行類動物，自炎熱乾燥的熱帶海岸林，到海拔2,500公尺左右潮濕的溫帶氣候山區森林，均可見到其蹤跡，對人為干擾及濕冷環境的適應狀況良好，在低海拔的冬季仍可發現其活動的蹤跡。

是台灣水青岡森林內唯一會攀爬到樹上休息、活動及捕食的爬行類動物。捕食的對象涵蓋水青岡森林內所有的小型脊椎動物——林間的飛鳥、蝙蝠，地上及樹上活動的齧齒目鼠類、食蟲目尖鼠科的鼯鼠以及蛙類。

瑪家龜殼花 台灣最神秘的瑪家龜殼花，分布的範圍侷限於海拔400~2,000公尺左右山區，喜好於潮濕且霧氣濃厚的夜間出沒。目前台灣北部的幾處水青岡森林中，只有面積最大的銅山地區有分布記錄。主要於夜間出現於林地底層，並以鼠類及鼯鼠為食。

台灣標蛇 水青岡森林底層豐厚的腐植質，提供了底層無脊椎動物如蚯蚓，大量的食物來源，而這些蚯蚓同時也成為



赤尾青竹絲捕食梭德氏赤蛙。
Chinese green tree viper was eating Sauter's brown frog.



瑪家龜殼花 Chinese Mountain Pitviper



台灣標蛇 Formosa Odd-scaled Snake



吐信中的史丹吉氏斜鱗蛇（黃色型）
Mountain Keelback



白梅花蛇 Mountain Wolf Snake



台灣蜓蜥 Taiwan Alpine Skink

其他動物的重要食物來源，其中台灣特有亞種的台灣標蛇便是以蚯蚓為主食。眼睛小且視覺不發達的牠，常於夜間出現於林下的枯枝落葉層，並鑽入石頭下或腐植質中尋找、捕食蚯蚓。

史丹吉氏斜鱗蛇 日行性，體色多變，為水青岡森林中唯一專食兩棲類的蛇類。但水青岡森林中的兩棲類種類及數量均不豐富，因此史丹吉氏斜鱗蛇的數量亦不豐富。

白梅花蛇 以蜥蜴為食，但台灣水青岡森林內僅有台灣蜓蜥一種，因此白梅花蛇的數量也不豐富。主要在夜間活動，通常會在蜥蜴休息時，慢慢靠近以進行捕食。

台灣蜓蜥 體型細小的台灣蜓蜥為水青岡森林中唯一的蜥蜴，主要棲息於森林底層地表的枯枝落葉及腐植質中，以小型的無脊椎動物為食。海拔分布可達3,000公尺，主要出現在水青岡森林邊緣及林下陽光可透射的孔隙之中。為動物相調查過程中，調查到利用人工遮蓋板最頻繁的爬行類動物。

台灣水青岡森林的青蛙及蟾蜍

台灣水青岡森林除了霧氣維持了潮濕的環境，及林下泥濘的暫時性小水坑外，並無任何溪流穿越，因此所能提供兩棲類生殖的場所有限。需要較大型流水或靜水域環境，始得以進行生殖的物種（如：梭德氏赤蛙、盤古蟾蜍），在此地應屬於非因生殖活動（如：繁殖配對、產卵）而聚集於此地的群體，因此數量並不豐富。

台灣銅山水青岡森林的兩棲類動物相				
List of amphibian species in Taiwan beech forest				
目 Order	科別 Family name	物種名 Species name	學名 Scientific name	特有性 Endemism
無尾目 Anura	樹蛙科	艾氏樹蛙	<i>Kurixalus eiffingeri</i>	特亞 Endemic subspecies
		面天樹蛙	<i>Kurixalus idiootocus</i>	特有 Endemism
		莫氏樹蛙	<i>Rhacophorus moltrechti</i>	特有 Endemism
	赤蛙科	梭德氏赤蛙	<i>Rana sauteri</i>	
	蟾蜍科	盤古蟾蜍	<i>Bufo bankorensis</i>	特有 Endemism

利用天然林木上的樹洞、積水生殖的兩棲種類，則受惠於天然林中為數不少的形質不良林木、枯立木、枯死枝條、腐朽樹洞等，擁有多樣的棲息、繁殖空間。

盤古蟾蜍 堪稱台灣體型最大、分布最廣的兩棲類，於水青岡森林內的數量並不算豐富，但相對於其他當地出現的兩棲類種類，仍屬於水青岡森林內較容易見到的物種。較常出現於水青岡森林周圍有少數人為干擾的林緣地帶及林道周邊。



盤古蟾蜍
Central Formosan Toad



梭德氏赤蛙 Sauter's Brown Frog

梭德氏赤蛙 溪流型活動生殖的蛙種，多在山區森林底層沿著溪流河岸邊活動。繁殖季在春、秋冬皆有，其季節隨分布海拔高度而異。銅山水青岡森林的梭德氏赤蛙多為零星出現的個體，未觀察到有於此處進行生殖。

艾氏樹蛙 具有獨特親代照護行為。在水青岡森林中，受惠於天然林中眾多有積水的樹洞及孔隙，所提供的優良繁殖場所，因此夜間的生殖鳴叫聲在森林中此起彼落，但鳴叫的高度多為數公尺高的水青岡林木中上層。

面天樹蛙 台灣特有種，棲息於中、低海拔山區及平地。生殖期長，每年的6~8月為高峰期，雄蛙常在草上面或者躲在森林底層或土堆中鳴叫，偶爾也會四處遊走，找尋交配機會。雌蛙會帶著雄蛙到落葉堆底下或泥縫中產卵。水青岡森林中積水的泥灘地是面天樹蛙良好的生殖產卵場所。



休息中的面天樹蛙
Meinlein Tree Frog at sleep

莫氏樹蛙 全台分布最廣泛的台灣特有種蛙類。體色翠綠，平常棲息樹上，繁殖期時才到水邊活動，藏身在落葉下，或躲在水溝旁邊



有翠綠體色的莫氏樹蛙 *Moltrechtis Green Tree Frog*

的石縫、鬆軟的土堆裡鳴叫，有時也會爬到樹上鳴叫。在水青岡森林中，主要集中於步道或廢棄林道周邊的水窪及積水處進行生殖。

台灣水青岡森林內日與夜的動物活動

動物的活動通常與其攝食、飲水、求偶、交配、找尋遮蔽處所等需求有所關聯，受惠於紅外線自動照相設備應用於野生動物調查之便利，我們得以了解該調查法所能調查到的哺乳類及鳥類在活動時間上的差異。依每日動物主要活動的時間，可以將台灣水青岡森林內的動物活動區分為：日行性、夜行性及無特定時間活動的動物等3類。





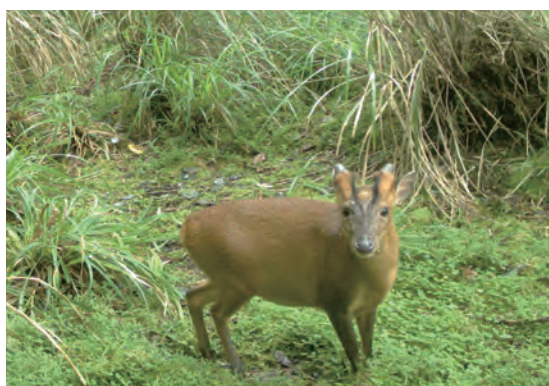
日行性動物 水青岡森林中，日間活動的動物以台灣獼猴、黃喉貂、食蟹獾、長吻松鼠、藍腹鵲、台灣山鷓鴣及畫眉科鳥類等物種為代表，日間活動頻繁，夜間則停止活動。

夜行性動物 水青岡森林中夜間活動的動物以體型較小的鼠類、鼬獾及鷓鴣科鳥類為代表，活動開始於夜幕低垂時，至翌日天亮前結束一天的活動。

無特定時間活動的動物 以山羌、華南鼬鼠、台灣野山羊為代表性物種，在水青岡森林內並無明顯的活動高峰時段，日夜均有活動的狀態。

一年四季的動物活動

水青岡森林屬於夏綠林，景色隨著四季變化的規律，呈現不同的風采，動物的活動亦隨著四季的變動，進行適應與調整。年度間，水青岡森林開花與結實的豐欠年交替，林內動物的四季活動，亦受到不同程度的影響。



夏天的山羌 Muntjac in summer

春季 春初的水青岡森林內，因寒流來襲所下的幾場大雪殘雪尚未完全溶解，卻已經可以發現長吻松鼠、鼬獾、台灣野山羊及山羌等野生動物於雪地裡活動的蹤跡。春末夏初時節，是爬行類種類出現最多的季節。





秋天的食蟹獾
Crab-eating Mongoose in autumn

台灣獼猴
Formosan macaque

夏季 為水青岡森林最熱鬧的時節，多數的哺乳類、鳥類、爬行類及兩棲類此時多會出現於水青岡森林中。

秋季 水青岡森林的動物活動，相較於夏季並無太明顯的差異。

冬季 受到冬季東北季風吹拂，台灣水青岡森林多半處於極度濕冷的狀況，此時林裡的動物，除了哺乳類、部分的鳥類及兩棲類仍然

進行活動之外，多數爬行類並未發現到活動的蹤跡。



冬春時節雪地裡的台灣野山羊
Formosan Serow in snow



台灣水青岡森林的昆蟲

徐增峰／撰文

台灣水青岡森林內最具傳奇色彩的莫過於夸父槭灰蝶，一種生活史與水青岡物候搭配的天衣無縫的蝴蝶。然而，近年來台灣水青岡森林內還發現數種專食水青岡的昆蟲，可能與日本境內水青岡森林中的昆蟲為同種或其近緣種。牠們如何出現在一海之隔的台灣山頭？這片森林裡還有哪些珍貴、謎樣的昆蟲？一起來看……

台灣水青岡森林的昆蟲調查方法

關於利用或為害水青岡類植物的昆蟲，世界上研究得最為透徹的地區是日本，當地已經記錄多達143種取食圓齒水青岡（*Fagus crenata*）的食葉性昆蟲、35種蛀食種子的昆蟲，以及31種利用圓齒水青岡與日本水青岡的造瘿昆蟲，其中不乏專食水青岡的物種。日本研究者也發現，蛀食水青岡木料部份，也就是所謂的「穿孔性昆蟲」很少，其中專食水青岡的種類更少。歐洲與美國也有利用或為害水青岡類植物的昆蟲，但是這些地區較缺乏專食水青岡的物種，在水青岡上發現的昆蟲多半也利用其他科植物。

在台灣地區，由於過去缺乏有系統的調查，台灣水青岡森林昆蟲相缺乏資料，因此首先應該先建立台灣水青岡森林昆蟲相之編目資料，將來才能作進一步的評估及應用。另外，台灣水青岡屬於更新不佳的冰河孑遺樹種，進行調查時，必須避免對台灣水青岡植株造成危及其存活的傷害，因此調查進行時避免使用鋸砍枝幹的破壞性取樣法。

為了建立利用或為害台灣水青岡收集的昆蟲相，進行調查時，將



台灣水青岡植株不同部位的昆蟲區分開來，以建立功能群資料。這些部位包括台灣水青岡發芽期之新芽、幼嫩葉片，開花期之花序，結實期之果實、種子，葉片成長後之老熟葉片，以及木質化之樹皮、樹枝、枯倒木等。

調查時發現之卵、幼蟲、蛹各期幼體，均予以飼養以確定種類。由於許多取食水青岡的植食性昆蟲，其生活史配合水青岡物候週期，往往為一化性（一年一世代）的物種，而以卵或蛹態休眠度冬，其休眠所需的低溫及高濕條件，在亞熱帶的台灣不易掌握，導致進行這項工作時要成功飼養出成蟲頗為不易。

世界各地的水青岡森林昆蟲相

曾經有研究者形容地球板塊的移動，就好比諾亞的方舟和維京人墓葬船的綜合體，這是因為地表帶著活著的動植物，而地底則保存著遠古留存下來的化石。

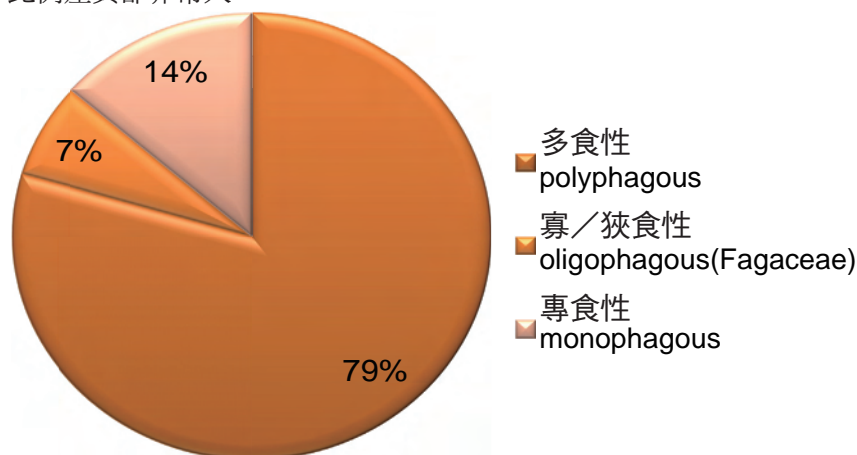
化石證據告訴我們，水青岡作為一個古老的植物類群，曾經廣泛而大面積分布在北半球廣大地區。然而，隨著地球時間長河的流動，炎熱與冷涼氣候經過無數次嬗遞，許多原來生長著水青岡的地區，不再適合這種溫帶性樹種留存，使得現今水青岡森林彼此被分隔在歐洲、東亞及北美洲東部，族群之間相隔遙遠。

就如同許多繁榮生長的植物一般，水青岡被許多昆蟲利用作為營養的來源，而且為了作最佳的食源利用，許多水青岡上的昆蟲，針對水青岡的生理特性及物候作出了種種適應性演化，有些更成為只

能依賴水青岡、食性專一的種類。這種情形就有如水青岡是艘巨大方舟，帶著形形色色的昆蟲，奔向、停靠在環境與氣候仍然理想的避難樂園。也就是說，水青岡與棲息其上的昆蟲，是一同努力生存延續的命運共同體。

世界各地的水青岡昆蟲 現今世界各地，有水青岡生長的地區當中，水青岡種類最多的地方是在中國的華南。不難想像，那兒的水青岡昆蟲種類可能最為豐富。可惜的是，華南的水青岡森林目前還沒有充份的調查資料，可以說明那兒的昆蟲資源的多樣性及豐富度。不過，利用資料比較豐富的歐洲、日本及北美地區，我們仍然可以進行一些初步的比對和討論。

根據英國自然史博物館所編撰的「世界鱗翅目昆蟲資料庫」（HOSTS – a Database of the World's Lepidopteran Hostplants）及一些相關文獻，可以知道不論是在歐洲、亞洲或北美洲，都有許多植食性蝶、蛾類昆蟲會吃食水青岡的葉片及其他組織。另人訝異的是，各大洲的水青岡上，完全以水青岡做為寄主植物的專食性蝶、蛾類比例差異卻非常大。

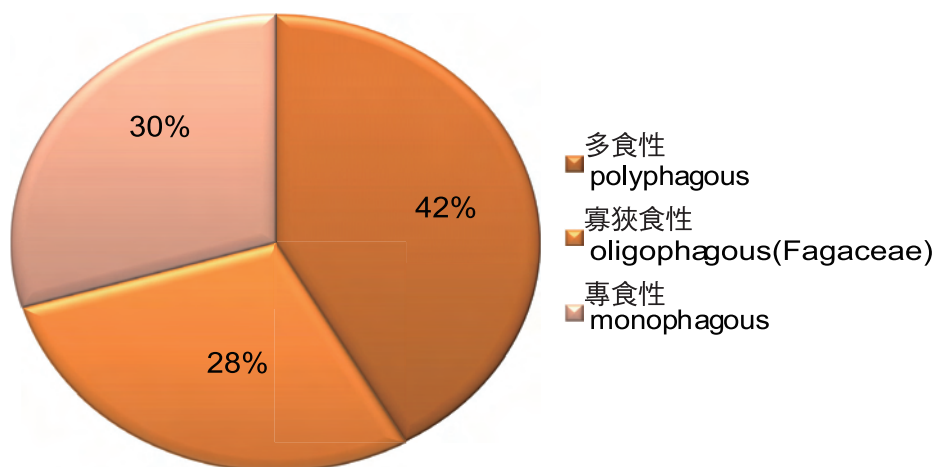


46種取食歐洲水青岡之蝶蛾類昆蟲的食性組成圖，資料整理自世界鱗翅目昆蟲資料庫（NHM，2007）。

Composition of lepidopteran insects associated with European beech (*Fagus sylvatica*)

資料庫的數據顯示，在北美洲雖然有多達86種蛾類幼蟲取食那裡的美洲水青岡，當中卻缺乏專食水青岡的種類，而以屬雜食（多食）性種類居多，包含許多大型蛾類。這些種類中，有一部份其實是為害多種林木的森林害蟲，例如著名的吉普賽毒蛾（*Lymantria dispar*）。歐洲地區的歐洲水青岡上的植食性鱗翅目昆蟲種類較少，約有46種，但是其中專食水青岡的種類卻較多，比率接近15%，尤其是小型的潛葉蛾。日本的水青岡鱗翅目昆蟲相則非常豐富，其中約1/3是專食水青岡的種類，已記錄種類則達143種。

各大洲完全依賴水青岡為生的專食性鱗翅目昆蟲種類數上的明顯差距，頗耐人尋味，值得深入探討。生物地理學及地質學資料都已經說明過去更新世冰河期多次席捲北半球各地，但是東亞似乎所受的影響要比歐洲及北美洲來得小。也許，就是東亞複雜的地形與崎嶇多變的山地，讓水青岡方舟及舟上的客人們有了更多、更大的避難空間，倖存的種類也更多。這項議題有待將來進一步深入探索。



99種取食圓齒水青岡及日本水青岡之蝶蛾類昆蟲的食性組成圖，資料整理自世界鱗翅目昆蟲資料庫（NHM，2007）。

Composition of lepidopterous insects associated with Japanese beech (*Fagus crenata* and *F. japonica*)



台灣的水青岡昆蟲 過去，依賴台灣水青岡為生的昆蟲資料缺乏，現在也仍然僅有初步調查結果可資參考。經2009年至2011年的調查，利用台灣水青岡不同部位作為食物來源的昆蟲，少說也有83種，其中大多數是以台灣水青岡的營養器官，尤其是葉片為食。在分類組成方面，取食台灣水青岡或在台灣水青岡植株上發現的昆蟲，則以鱗翅目昆蟲為大宗，但是也有鞘翅目的象鼻蟲、膜翅目的葉蜂及各種造瘿昆蟲。由於台灣水青岡的許多器官如葉片、花與種子等的供應有季節限制，專食性昆蟲的生活史因而必須與台灣水青岡的物候配合，才能生存。可以利用台灣水青岡以外植物為寄主植物的多（廣）食性種類，則較不受台灣水青岡物候的制約。

依賴台灣水青岡維生的昆蟲

依地理位置來看，台灣應當以亞熱帶氣候為主，不適宜偏好冷涼條件的水青岡生長。然而，高山聳立的獨特地形，加上北台灣多雨常霧的氣候特徵，北台灣霧林帶發達的區域成為水青岡的理想家園。源自亞洲大陸，但是分化成特有種或特有亞種的台灣水青岡，成片或作小群散布在北台灣山巔，這些大小不一的水青岡森林棲住著千姿百態、各色各樣的昆蟲，其中有不少是仰賴水青岡維生的專食性珍貴物種。

台灣水青岡森林裡的藍寶石——夸父瑾灰蝶 棲息在台灣水青岡森林中的昆蟲，最為人熟知的種類是一種美麗而有神話色彩的小蝴蝶，牠便是引用「夸父追日」傳說命名的「夸父瑾灰蝶」（*Sibataniozephyrus kuafui*）。這種小蝶雄蝶翅面有如同藍天般的燦爛金屬光澤，成蝶只在梅雨時節現蹤，又因只在陽光普照的晴朗時



分活動，因此冠上古神話中努力追日的夸父氏作為種小名。由於在世界上已記載的6,000多種灰蝶中，只有日本的富士瓘灰蝶（*S. fujisanus*）及中國的黎氏瓘灰蝶（*S. lijinae*）以水青岡屬植物為幼蟲寄主植物，所以夸父瓘灰蝶被認為是珍貴的特有種。

夸父瓘灰蝶的生命週期完全搭配台灣水青岡的四季枯榮，成蝶在5月梅雨時節羽化後，在台灣水青岡的樹冠上活動，沒有訪花採蜜的習性。牠是一年一世代，具有溫帶特性的蝶種，卵於初夏產於台灣水青岡枝條下側，卵粒須經過夏、秋、冬季的休眠蟄伏，而於開春時孵化，嚙破卵殼的幼蟲只能以台灣水青岡新芽為食，因此卵孵化的時間必須與台灣水青岡開芽時間一致，否則小幼蟲會因食物匱乏餓死。

此種生態需求，使這種珍稀



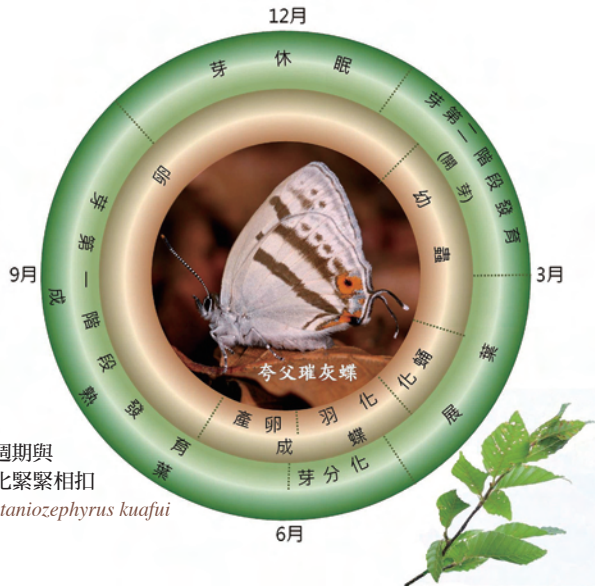
夸父瓘灰蝶是只棲息在台灣水青岡森林中的珍稀種蝴蝶
Sibatanozephyrus kuafui – a rare hairstreak butterfly inhabits exclusively in the Taiwan beech forest



在臺灣水青岡新芽上的夸父瓘灰蝶幼蟲
Larva of *Sibatanozephyrus kuafui* depends on soft tissue of Taiwan beech for a living

產於臺灣水青岡枝條上的夸父瓘灰蝶卵粒
Egg of *Sibatanozephyrus kuafui* is attached on the twig of Taiwan beech





夸父瓘灰蝶的生命週期與
台灣水青岡物候變化緊緊相扣
The life cycle of *Sibatanozephyrus kuafui*

蝴蝶的生存依賴大面積台灣水青岡的存在，因為，小面積的台灣水青岡森林的開芽期，很容易因氣候變化而紊亂，導致夸父瓘灰蝶卵粒孵化時間發生差錯，而發生區域性絕滅。

事實上，根據目前的調查結果，台灣水青岡的隔離小群落如阿玉西峰等地，即未能發現夸父瓘灰蝶的蹤跡。銅山地區擁有台灣目前已知最大的台灣水青岡森林，而且是唯一有明確更新跡象的台灣水青岡森林，其存在對夸父瓘灰蝶的保育之重要性不言而喻。如果更新不良的雪山山脈台灣水青岡森林進一步因氣候暖化而衰退，銅山地區可能成為夸父瓘灰蝶的重要避難所。

擁有美麗舞衣的夜晚精靈——裳蛾 近年於台灣水青岡上調查發現大型裳蛾 (*Catocala* spp.) 2種，均是台灣尚未記錄的蛾種，初步鑑定牠們可能是雲霧裳蛾 (*Catocala nubila*) 及水青岡裳蛾 (*C. connexa*)，或牠們的近緣種。這2種裳蛾均是幼蟲專食水青岡葉片





從臺灣水青岡葉片飼養、羽化的裳蛾中的一種，牠是臺灣未記錄的蛾種。

An underwing moth, unrecorded in Taiwan, was reared out from Taiwan beech.

的珍稀種，而且均主要分布於日本。

雲霧裳蛾雖然偶爾會成為「迷蛾」飛到朝鮮半島、庫頁島及烏蘇里等地，但由於這些地區沒有水青岡分布，因此這些「迷蛾」不能定居繁殖。在日本，有部份地區因雲霧裳蛾數量減少，已經列為「天然紀念物」。

雲霧裳蛾及水青岡裳蛾均是一年一代，而成蟲於夏季活動，在西南氣流旺盛的仲夏，牠們不可能乘氣流向南飛到台灣。因此，近年從台灣水青岡所發現者應該是原生族群，很可能如夸父矽灰蝶般，是冰期後留下的子遺族群。



在臺灣水青岡森林枝葉上的裳蛾幼蟲，其頭部有別緻的M字形斑紋。

Larva of underwing moth found on foliage of Taiwan beech.

裳蛾類是夜行性蛾類，雖然成蛾也有趨光性，但是活動時段通常在深夜，因此不易觀察。目前已發現，台灣水青岡上的2種裳蛾的幼蟲均以幼嫩葉片為食，成蛾的活動季節可能主要在6、7月間。這2種裳蛾的分類地位，尚待更多樣本以作進一步比較分析。

其他專食性昆蟲 除了引人注目的夸父羅灰蝶及裳蛾以外，目前還調查到不少疑似依賴水青岡森林生存的昆蟲。其中一種取食葉片的舟蛾幼蟲，形態與日本的水青岡舟蛾（*Quadricalcariferia punctatella*）很相似，該種舟蛾被認為是日本特有種，而且是重要的

的水青岡食葉性昆蟲，若能確定台灣有分布，將很有生物地理研究上的意義，可惜目前幼蟲尚未能飼養成功。



嗜食臺灣水青岡葉片，被懷疑係水青岡舟蛾的蛾類幼蟲。

A notodontid caterpillar found on Taiwan beech. It resembles *Quadricalcariferia punctatella* in Japan.

此外，研究期間還發現細蛾科 *Caloptilia* 屬一種，該屬細蛾多樣性很高，且食性多半相當專一，但鄰近地區沒有取食水青岡之紀錄，值得注意。

2010年是台灣水青岡開花、結實的豐年，該年秋季從台灣水青岡種子發現某種小型蛾類幼蟲蛀食，其取食方式與幼蟲形態均與日本的水青岡蛀實小捲蛾（*Pseudopammene fagivora*）相似。水青岡蛀實小捲蛾被認為是影響日本的圓齒水青岡種子存活最重要的蟲種。

日本研究者進行十餘年之詳細調查後，推論日本地區的水青岡結實幾年才有一次豐年的現象，便是水青岡制約水青岡蛀實小捲蛾數量的一種演化適應。如果台灣水青岡種子上的小型蛾類幼蟲便是水青岡蛀實小捲蛾或其近緣種，那麼台灣水青岡的結實週期可能也和這種小捲蛾有關。

此外，在日本也證實，水青岡蛀實小捲蛾部分個體會以蛹態進行



幼蟲利用臺灣水青岡葉片捲葉成巢的*Caloptilia*屬細蛾
A gracilariiid moth in the genus *Caloptilia* associated with
Taiwan beech

延長休眠 (prolonged diapause) ——
於化蛹後2、3年才羽化，以因應水青
岡開花結實豐、欠年交錯發生的情形
。台灣水青岡亦有類似之豐、欠年交
錯發生的狀況，因此蛀食台灣水青岡
種子的蛾類幼蟲非常可能亦有延長休
眠的特性。



蛀食臺灣水青岡種子的捲蛾幼蟲
Larvae of seed-feeding tortricid moth
on the seeds of Taiwan beech

取食台灣水青岡的多食性昆蟲

棲息在台灣水青岡森林，並以台灣水青岡為食的昆蟲，並非只有
專以水青岡為寄主的種類，也有許多能利用其他植物作為寄主植物



取食臺灣水青岡成熟葉的阿里山銀鉤蛾幼蟲

Larva of *Auaztellodes arianus*, a seldom seen drepanid moth, was found feeding on mature leaves of Taiwan beech.

的類群，但生活在台灣水青岡植株上。牠們之中有的是狹食性的，棲息在台灣水青岡上是因為水青岡與牠們的其他寄主植物關係近緣。例如，最近發現幼蟲會取食台灣水青岡葉片的阿里山銀鉤蛾（*Auaztellodes arianus*），是台灣特有而不常見的物種，已知其幼蟲的寄主植物是與水青岡同屬殼斗科的櫟類喬木。

不過，台灣水青岡植株上，更常見的是各種食性龐雜的多食性蛾類幼蟲，牠們包括一些毒蛾、帶蛾、斑蛾等，例如刻茸毒蛾（*Calliteara taiwana*）。這些蛾類中許多種類體型大、食量多，而且



屬於毒蛾科的刻茸毒蛾幼蟲並不會引起皮膚過敏，反而造型十分可愛。

A lovely tussock moth caterpillar *Calliteara taiwana* on Taiwan beech

可能一年多代，如果大量繁殖便可能成為嚴重損害台灣水青岡植株的害蟲，應當特別留心牠們的發生量，例如褐帶蛾（*Palitisa cervina formosana*）就是好例子。牠們之中也不乏體被毒毛，能引發人體皮膚過敏、發癢的種類，例如黃毒蛾類（*Euproctis* spp.）幼蟲便是惡名昭彰的毒毛蟲。



為害台灣水青岡的多食種褐帶蛾的幼蟲食量大，會吃掉許多水青岡葉片。

Larva of *Palitisa cervina formosana*, a large eupterotid moth, may consume many leaves of Taiwan beech.

隱身在奇形怪狀居所的蟲癭

台灣水青岡的葉片上常能見到許多形態千奇百怪的蟲癭，有的長得像桃子、有的像霜淇淋，更有些長相古怪難以形容。在國內雖然已有蟲癭專家長期關注台灣水青岡上的蟲癭，但是由於水青岡造癭昆蟲一般配合水青岡物候，泰半以終齡幼蟲或蛹的方式於秋季隨落葉掉落地面過冬，待開春時成蟲才羽化出來，在水青岡新芽上產卵；也有些種類，成蟲在夏季活動、將卵產在水青岡休眠芽



惡名遠播的有毒毛蟲——黃毒蛾幼蟲在臺灣水青岡樹上也時有發現

Euproctis, notorious caterpillars with urticating hairs were also found on Taiwan beech

上，以一齡幼蟲的方式過冬，這些生活史樣式在亞熱帶的台灣頗難研究，因此台灣水青岡的蟲癭種類目前仍難釐清。不過，在台灣水青岡葉片上，目前已經發現至少7種不同形態之蟲癭。由於近鄰的日本地區已記錄的水青岡造癭昆蟲多達31種，且均為癭蠅，可以想見台灣水青岡的蟲癭多半也是由癭蠅所造，而且種類眾多。



台灣水青岡森林的蛀蟲及清潔隊

水青岡的枝幹吸引許多昆蟲蛀食，如天牛、象鼻蟲及小蠹蟲等，有的選擇活樹枝幹，有的則選擇半枯或枯死木。在國外已經發現不少專食水青岡枝幹的甲蟲，例如日本已知有一種專食水青岡活木的天牛（*Dolichoprosopus yokoyamai*），當地稱為「ヨコヤマヒゲナガカミキリ」，語意為「橫山氏長鬚天牛」。這種天牛目前被視為日本特有種，在當地通常視為「少見種」。

關於台灣水青岡的穿孔性昆蟲，目前所知甚少，但至少已發現一種蛀食台灣水青岡細枝條的象鼻蟲。森林生態系所產生的枯木與朽枝敗葉，主要是由真菌及白蟻等清除者消除，許多甲蟲也參與其中。在日本地區，已知有許多甲蟲如鋤形蟲



臺灣水青岡葉片上發現之各種蟲瘻
A variety of cecidomyiid galls were found on Taiwan beech



蛀食臺灣水青岡細枝的象鼻蟲幼蟲及羽化的成蟲
A weevil was found boring in a twig of Taiwan beech

、天牛等以日本的水青岡朽木為食料，其中以體表有藍綠色光澤的琉璃鍬形蟲種類（*Platycerus* spp.）最引人注目。牠們當中，有許多種類主要棲息在水青岡森林，幼蟲取食水青岡朽木。遺憾的是，琉璃鍬形蟲雖然廣泛地分布在東亞各地的水青岡森林中，在台灣地區目前卻還沒有發現。

不直接利用、但棲息在水青岡森林的昆蟲

台灣水青岡森林雖然是以台灣水青岡為優勢樹種的「純林」，但林中常依山坡地勢、坡向，而雜有樟科、殼斗科的其他喬木，林內也常伴生如杜鵑花科、灰木科等各種灌木或小喬木，林床上更覆滿玉山箭竹（*Yushania niitakayamensis*）及其他耐陰性草本植物，這些植物成為許多昆蟲的家園，其中也不乏珍稀種。

棲息在台灣水青岡森林而不直接利用水青岡的昆蟲當中，最值得一提的是拉拉山鑽灰蝶（*Horaga rarasana*）。這種嬌豔的灰蝶是分



拉拉山鑽灰蝶翅腹面鑲有光彩奪目的亮紋，是常在臺灣水青岡森林出沒的特有種蝴蝶。
Horaga rarasana is a rare, endemic hairstreak butterfly that may be seen in Taiwan beech forest.



拉拉山鑽灰蝶幼蟲長相奇特而美麗
Larva of *Horaga rarasana* is very cute
with bizzar appearance



拉拉山鑽灰蝶的蛹有如植物組織的一部份
Pupa of *Horaga rarasana* looks like a bud on
plant

布非常侷限、數量稀少的台灣特有種，其唯一幼蟲寄主植物大花灰木 (*Symplocos macrostroma*) 常與台灣水青岡伴生，因此在台灣水青岡森林比較容易發現牠的蹤跡。

台灣水青岡森林下的箭竹叢孕育著許多弄蝶及眼蝶，包括稀有的圓翅幽眼蝶 (*Zophoessa siderea kanoi*)，森林地面上則時可發現罕見的小黑圓翅鍬型蟲 (*Neolucanus* sp.)。

與日本及歐美等地區的水青岡昆蟲相研究相比，台灣水青岡昆蟲相的研究其實尚在起步階段。日本及歐美地區地處溫帶，調查取樣及實驗室操作及飼養都較容易，而且已投入許多經費、深入研究數十年之久。相較之下，台灣地處亞熱帶，台灣水青岡群落又多生長在山巔上，研究困難。此外，由於過去台灣水青岡昆蟲相缺乏調查，除了夸父矽灰蝶等少數種類的生物學資料較多以外，資料極其匱乏，無疑有待進一步深入研究，讓我們對這一有如生物方舟般的珍貴生態系有更充分的了解。



台灣稀有少見的圓翅幽眼蝶
Zophoessa siderea kanoi is rare in Taiwan



台灣水青岡的遺傳變異

胡哲明·孔祥璿／撰文

不同領域的學者從不同的角度想要釐清台灣水青岡分布零星而瀕危的情形，常會思考是否肇因於其生殖系統上出了問題；而一個常被討論與生殖成功與否的相關指標，就是這個物種的遺傳變異。遺傳變異可說是物種本身獨具的內在指標，顯示物種在生殖或生存上所隱現的風險。台灣水青岡遺傳變異分析研究的目的，就在探討台灣水青岡與其他水青岡物種間的親緣關係、台灣水青岡族群內以及族群間的遺傳變異程度；希望藉由這樣的研究，了解台灣水青岡是否具有獨特性及適應性。

緣起

台灣水青岡，對於大多數人來說，是一個殘存在台灣北部山區稜線附近，但是卻有些陌生的樹種。對它認識較多的人，看著它高聳但略顯得老態龍鍾的枝幹，因為它的族群數量少、更新狀況差，而憂心忡忡地擔心它未來的命運。

若是有機會在3、4月的時候到拉拉山或翠峰湖，仔細的觀察台灣水青岡，你可能會不太一樣的感覺。早春時節的水青岡是它最為活躍的時候，它的花和葉芽在這個時候突破微冷的霧氣，綻放出黃色、褐色、綠色的蓬勃生機，枝頂的細胞們在每年的這個時候顯得最為忙碌，不斷的增生與分化。最先開放的是雄花，由許多朵雄花簇生在一起的小花序，會漸漸的伸出雄蕊，打開它們的花藥。略為晚一些開放的雌花，也會自紅色的細長花被中伸出略帶紅色的花柱。一株7、8米高的大樹可能可以有上千的朵的花一起開放。意義重大的傳宗接代的工作，就這麼看似靜悄悄，但此起彼落的展開。



然而令人感到好奇的是，台灣水青岡每4~6年才有1次豐年，豐年時大量開花結實所產生的種子卻常常無法發芽，台灣水青岡的生殖上似乎遇到問題，直接影響了族群未來的存續。造成台灣水青岡生存危機的原因，成為學者們亟欲了解的問題。

一個物種的分布零星且瀕臨危機，可能跟其遺傳變異度有關係。在生物多樣性的研究中，學者們認為族群中的遺傳變異度很重要。遺傳變異高，表示其適應未來環境變遷的潛力較強，面對其他物種競爭時，也可能會有較強的競爭力。在生物多樣性的研究中，維持族群中的遺傳變異，可以說是一個物種長期生存的必要手段。

本章節會先從一些基本有關遺傳變異及其研究方法談起，接下來介紹目前世界上對於水青岡屬植物的相關研究，以及我們對於台灣水青岡遺傳變異的了解。

什麼是遺傳變異？

絕大部分生物的遺傳訊息都由DNA所貯存，然後藉由DNA代代相傳下去。子代攜帶的遺傳資訊，是由親代基因組重新排列組合而形成，因此子代具有和親代相似的基因型。然而，除了無性生殖的個體之外，所有的個體在基因組重新排列，以及不同親本所產生的各種組合下，就產生了諸多的「遺傳變異」。

如同人類個體間的異同，植物的個體之間也顯示了程度不等的差異，植株或高或矮，葉型有大有小，這些差異就是族群內個體基因組的變異，或是這些個體對於所處環境差異的所產生的不同反應。如果族群的遺傳變異度越高，適應環境變遷的潛力就越好。

遺傳分化的判斷 在族群個體間的基因組變異中如果已有不同，讓族群間可以依此區分，我們稱之為有「遺傳分化」的現象。

以基本的邏輯來說，若A地的族群和B地的族群間，在形態上有一些些微的差異，比方說A地的族群個體葉型較小，葉表面毛較多，而B地所看到的個體葉型較大，葉表面毛較少，則我們可能可以推論兩地植物應該已經有遺傳分化的情形，因而導致形態上出現一些變異。這些變異若只是很小的差別，分類學家可能還是視為同一種類，而若變異不少且很穩定，那麼分類學家也許就會給予兩地植物不同的名字。

然而，不同地區的族群個體有著不同的形態，還有另一種可能性，就是同一物種對於不同環境下適應的結果。具有同樣基因型的種子在不同環境下所生長的個體可能會有些許不同，比如在寒冷的環



境中的植株通常比較小，溫暖的環境中生長的植株通常比較大。同樣的基因型在不同環境下有不同的形態表現，我們稱之為「表型的可塑性」，此種現象在植物界中常常可以發現。所以，即使不同的植物族群間出現形態差異，我們也不能直接肯定它們在遺傳上已有分化。

在自然界中所觀察到各式各樣的變異，多半反映了植物適應環境的結果。高海拔的植物需要抵抗寒冷，多雲霧地帶的植物必須改變光合作用的調控（也許是葉面積變大，也許是氣孔行為改變），在A地的植物可能必須面對B地所沒有的天敵（植食性昆蟲、動物，或是病原菌）等凡此種種，環境差異反應在基因組上，天擇下不適應環境的遺傳基因被淘汰，留下適應當地環境的基因，族群間的遺傳變異就此產生。

若在A地和B地的族群間，發現有遺傳分化的情形，我們可以說他們正在走向「種化」，也就是，若兩地的族群之間一直沒有遺傳資訊交流的機會，未來兩地的族群可能會形成兩個不同的種。只不過，即便有種化的狀況出現，也不一定會在植物的形態上顯出差異，此時，遺傳變異的研究就是很好的選擇。

遺傳研究的理論基礎 對於基因組中的基因而言，在天擇的影響下，功能愈重要的基因，其變動的可容許性就比較小，因此在序列上就會比較保守，不會變動。相反的，功能不重要的基因或區域，就會隨時間累積比較多的變異。從整個基因組來看，變異的位置在基因組之中的位置，在結果上並不隨機。有些基因區域變異多，有些變異少；前者稱為演化速率較快，後者較慢。遺傳變異的研究多選擇變異較多的基因區域，除非有特別的目的，否則變異愈多，可提

供的分析資訊就愈多。

除了無性繁殖，有性生殖在產生配子時的減數分裂會造成基因重組，因此每一代的個體基因組都會或多或少的有些變異。換句話說，在族群中的每一個植物個體，它們的基因組都不會完全相同。理論上來說，若是給予足夠的工具與時間，就可以比較出每個個體之間在基因組上的遺傳變異，但這通常只是個理想，大部分的研究只能在基因序列上選取一段的「遺傳標記」來做為遺傳變異的代表。根據這些遺傳標記的分析結果，我們可以嘗試了解物種間的親緣關係，以及推估族群內與族群間的遺傳變異程度，進而了解遺傳分化的情形。

如同之前所說，遺傳分化的程度可以推估族群個體間的基因交流情形。若是各族群間基因交流頻繁，那麼這個物種在生殖（授粉）方面通常是沒有問題的，族群中也會保持一定的遺傳異質性。





如果族群間沒有基因交流，遺傳方面可能出現獨立的小族群，如果此一族群的個體多，通常不會有太大的問題。但若此族群分散且數量少時，缺乏基因交流可能會導致「基因僵化」——族群個體之間遺傳基因同質化，在氣候環境變動或病蟲害侵襲時，僵化的基因組若無法適應環境變動，整個族群將一同走向滅絕。

遺傳變異的研究方法

想了解遺傳變異可以告訴我們什麼，首先必須清楚知道問題是什麼，然後再選擇最適合的「遺傳標記」來進行研究分析。

遺傳標記的選取 若是想了解種以上的親緣關係，可以選定一個演化速率較慢的遺傳標記，以進行譜系分析。若是想了解種內族群個體間的關係或其族群遺傳的訊息，就必須選擇一個演化速率較快的遺傳標記。不論選取的目標為何，這個標記在基因組中必須有一定的代表性與隨機性。

目前，在植物種間親緣關係的研究中，最常使用的是DNA（核苷酸）的序列變異性分析——包括細胞核、葉綠體、粒線體等核苷酸的序列。這些區位的序列在方便性、再現性，和資料整合性上佔有非常大的優勢，因此普遍受到研究者的喜愛。

然而，一般的序列資料在種內族群研究上，都會面臨到一個問題，就是變異度不夠，導致可供分析的資訊不足。因此，在族群內的遺傳研究上，目前仍然以「聚合酶連鎖反應」（PCR-based）的方法最普遍。近年來，也有許多研究利用「細胞核微衛星標記」來進





行族群遺傳分析，此法獲得的遺傳變異訊息比聚合酶鏈式反應的研究法多，且理論上具有再現性高的優勢，但是因為所需成本較大，因此並非所有物種都適用。

過去數十年來，利用序列資料進行譜系分析的研究已漸臻成熟，並發展出許多標準化的程式分析流程。建構「譜系樹」的基本概念是——物種的基因組會隨著種化累積變異而代代相傳，因此可以選定某一遺傳標記／序列，追溯它在物種間的演化歷史。根據不同物種間的序列資訊而重建的譜系樹，稱之為「基因樹」，而我們一般可由基因樹來直接推估物種的「演化樹」。

族群遺傳研究與種間之譜系關係有些不同，其所重視的是基因頻度等所表示的遺傳多樣性，進而推估族群間的遺傳相似性、遺傳距離、遺傳變異係數等，以便了解整個族群之「遺傳異質性」和「遺傳結構」（族群與族群之間的親緣結構）。當然，前提必須如前所述，所挑選的遺傳標記必須「能正確無誤地」反應其基因組遺傳訊息。

世界水青岡的遺傳變異研究

水青岡屬植物是溫帶森林中一個主要的樹種，因此各方面的研究都很多，在系統分類和族群遺傳上，也陸續有不少研究。Shen（1992）首先針對全世界的水青岡屬植物的形態進行全面分類處理；至於水青岡的遺傳變異研究，則可溯自1980至1990年代，Comps等人（1987, 1990）採用同功異構酶進行歐洲水青岡的研究。





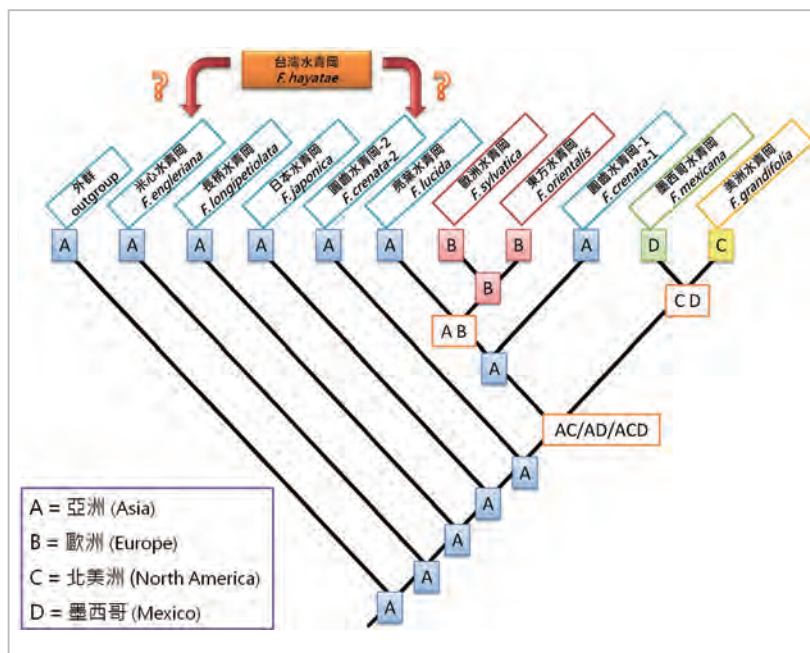
水青岡遺傳變異相關的研究可以分成2個層面，一個是水青岡屬植物之間的親緣關係、它在殼斗科的分類位置，以及物種之間的親緣地理和演化歷史。另一個層面也是探討演化歷史，但是著重在同一物種不同族群間的研究上，因此研究通常只侷限於某一地域上。

水青岡屬在整個殼斗科中算是一個小屬，僅約有10~13個物種，分布於北美、歐洲及東亞。一般說來，水青岡屬植物被認為是殼斗科中較原始的一支。但是不管是利用細胞核的nrITS或是葉綠體*rbcL-atpBE*基因間序列變異分析，其結果都發現，在這些遺傳標記上，水青岡屬植物與其他殼斗科植物的差異頗大，顯示兩者的親緣關係很遠，不過水青岡屬各種之間的遺傳差異很小。

就細胞核的ITS序列而言，水青岡屬植物常顯出種內的多型性（即在特定一段基因上，個體之間都有變異）。一般推論，雖然水青岡在新生代時就廣泛分布在地球上，但是數千萬年來演化不大，所以沒有太多的新物種形成。不過，廣大分布的區域中，水青岡族群內的個體就緩慢的累積了隨機的變異。也就是說，除了不同大陸或

島嶼所形成的有效隔離之外，大部分地區的水青岡屬植物都缺乏天擇下的種化機制，只有種內累積了一些多型性。溫帶地區的水青岡屬植物多以大片森林存在，而在連續的分布區域內，因其開放式的授粉而難以產生遺傳隔離，因此從分子層級上看，水青岡的演化速度就會相對較慢。

水青岡屬植物種間的研究 以目前的研究結果來說，水青岡屬植物的種與種之間的關係，因為所使用的遺傳標記無法提供有效的譜系分析資訊，不同遺傳標記的研究也常有相矛盾的結果，而使得種間親緣問題懸而未決。在這些研究中，分析比對多種分類群之結果可由下圖表示。



世界水青岡屬植物之譜系樹（改自Manos and Standord, 2001），其中台灣水青岡的分類位置仍不甚明瞭。

The phylogenetic trees of the genus *Fagus* (modified from Manos and Standord, 2001). The position of *Fagus hayatae* in the classification is still uncertain.

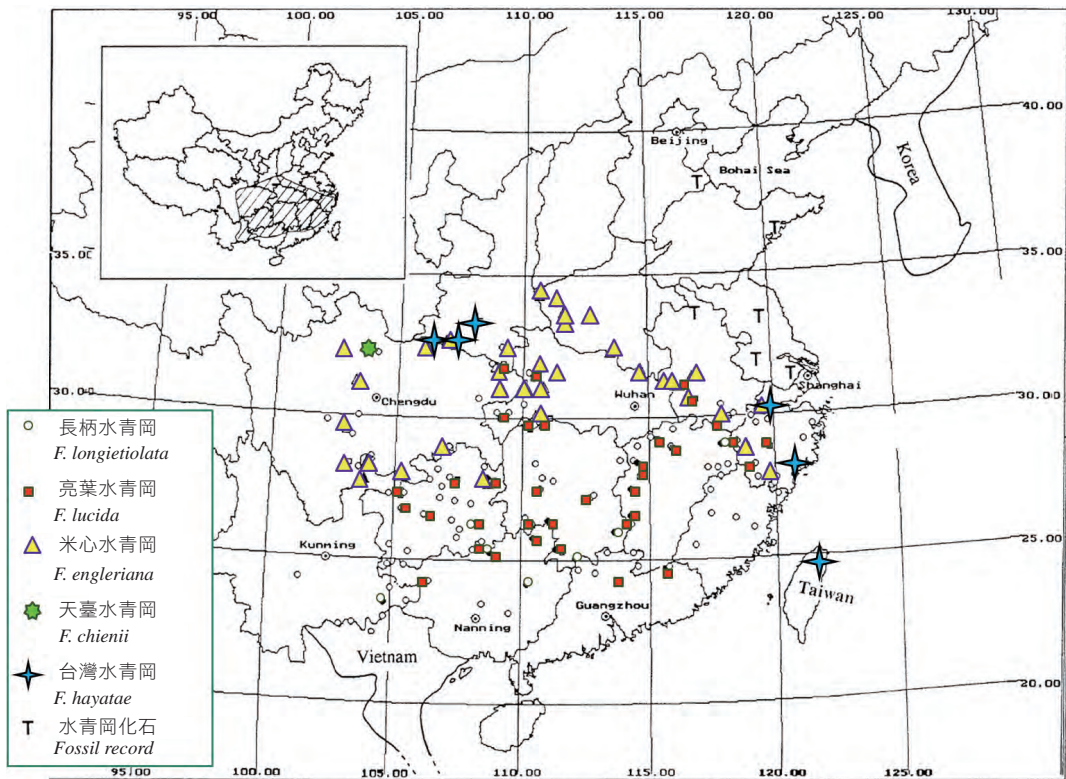
Manos and Stanford 在2001年第一次利用「分子譜系關係」來分析水青岡屬植物，他們選用了9個分類群，共12個個體，以進行細胞核 ITS 和葉綠體 *rbcL/atpBE* 片段的研究，最後結果顯示歐洲和美洲的水青岡源自亞洲的祖先。不過，圓齒水青岡的2個材料卻分散在譜系樹的不同位置，顯示圓齒水青岡種內變異大於種間變異，也就是此遺傳資訊無法正確反映隔離後的種化情形。至於歐洲及北美洲的水青岡，研究分析顯示與其他水青岡物種有顯著的遺傳變異存在。

中國的中科院武漢植物研究所李建強等人，在2003年利用細胞核的ITS序列進行水青岡屬6種、1變種以及1栽培種的分子系統發育研究。在這個研究中，他們加入了先前沒有分析的台灣水青岡和巴山水青岡，然而又缺少了日本水青岡和亮葉水青岡 (*Fagus lucida*)。在這篇文章中，他們將北美的美洲水青岡和其他種類分開，而台灣水青岡和巴山水青岡並沒有相近的親緣關係。

Denk等人則在2005年進行了目前最大規模的水青岡屬植物譜系分析，他們選取了43個個體，得到143條細胞核 ITS 序列進行分析，這些個體幾乎包含了所有已知水青岡分類群：米心水青岡 (*Fagus engleriana*)、日本水青岡、圓齒水青岡、美洲水青岡（外加三個變種）、巴山水青岡、長柄水青岡、亮葉水青岡、和歐洲水青岡。之前已有略為提到，細胞核ITS的種內多型性相當的複雜，以致於譜系分析非常困難。Denk等人雖可大致將整個水青岡屬分為4大群，但種間沒有很好的分群，不過結果顯示巴山水青岡可能是水青岡屬的最早分支。然而美中不足的是，分析中沒有台灣水青岡的材料，而先前已有證據顯示巴山水青岡和台灣水青岡可能為不同演化分支，所以分析結果也許還有商榷的必要。

綜合這幾個研究成果，我們可以得到一個基本結論——水青岡屬植物種與種之間的親緣關係都十分相近，基因組間也非常相似，故使用一般的遺傳標記無法確切的了解其種間關係，因此未來需要更多的資訊來進行分析。

未來在探究水青岡屬間近似種的研究方面，台灣水青岡和巴山水青岡、浙江水青岡 (*Fagus hayatae* var. *zhejiangensis*) (有學者視為浙江當地特有亞種，但亦有學者認為其與巴山水青岡為同一亞種) 等東亞地區的水青岡屬植物之親緣關係仍在一個混沌未明的狀態，而晚近在湖北神農架的水青岡物種被鑑定為台灣水青岡的亞種是



中國5種水青岡族群分布圖，其中藍星號者為台灣水青岡族群。(改自Cao., 1995)

The population distribution map of the five *Fagus* species in China (modified from Cao, 1995). The ones with blue asterisk represent the populations of *Fagus hayatae*.



否真如所述，都有待全面性和更新的分析加以釐清。

台灣水青岡的遺傳變異研究

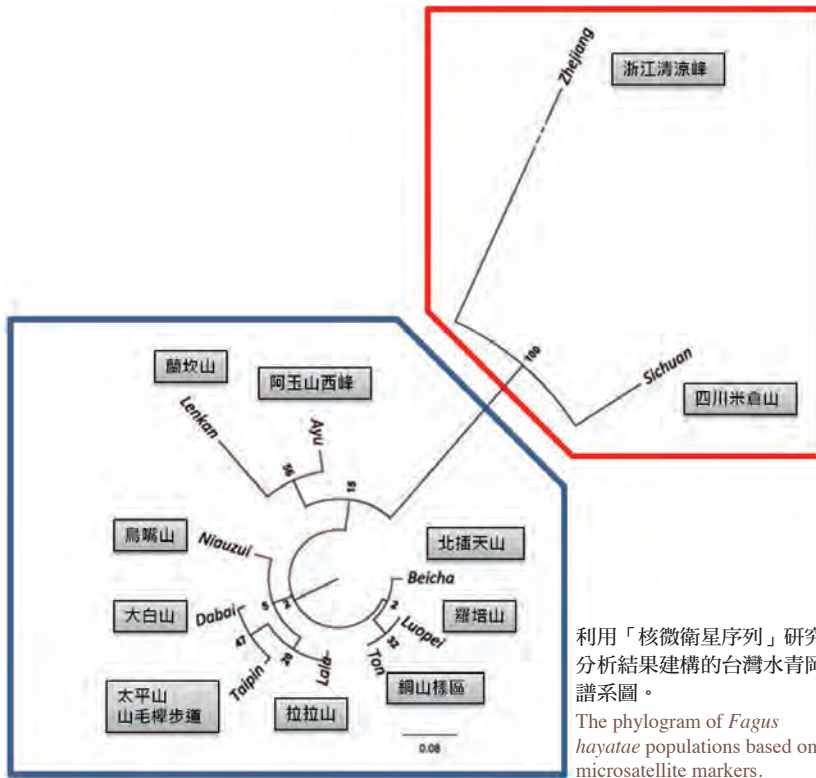
台灣水青岡是台灣的法定珍貴稀有植物，在台灣的分布主要有2大族群，分別位於蘭陽溪北邊的拉拉山和插天山一帶，以及蘭陽溪南邊的銅山及下銅山一帶。

台灣水青岡的族群間與族群內的遺傳變異研究始於Kato等人在2000年利用「粒線體DNA限制酶切位多型性分析」，這個研究使用了15個拉拉山的台灣水青岡個體。研究結果顯示，這15個個體中的遺傳標記沒有任何的多型性，也就是在這些遺傳序列上找不到變異點，但有些遺傳標記與圓齒水青岡類似。

王亞男、林建良在2002年曾以「RAPD分子標誌技術」探討族群的變異性，採用北插天山及銅山地區的4個樣區內共100株樣本，相似性分析的結果顯示這2族群內的個體間的變異都很高，但是族群間的變異不大。由於主要的變異是存在於族群內的單株之間，顯示族群間的分化並不明顯。

綜合前人的研究結果，說明了台灣水青岡族群中的遺傳標記所顯示之遺傳變異不高，族群間的遺傳結構並不明顯。

全面的族群遺傳變異分析 在近幾年的野外調查中，發現了數個台灣水青岡新的分布地，包含了銅山、大白山、蘭崁山等地。因此在農委會林務局的支持下，全面進行了台灣水青岡各族群的遺傳變異



分析，以了解台灣水青岡族群間或族群內的變異，並進行更詳細的族群遺傳分析，來釐清台灣水青岡的生態保育地位。

本次研究分析*rbcL-atpB*及*trnL-F intron*等2處葉綠體的DNA區位變異度，初步將台灣水青岡9處族群劃分為3~4個類群。在幾處因地理隔絕的獨立族群，如大白山，觀察出在這些區段裡面具有獨特的「鹼基變異」，顯示這些獨立山頭的族群，可能具有獨立的分化，因而具備較特別的基因型，值得繼續探討與研究。

另外，以「核微衛星DNA序列」所做的族群遺傳分析，結果顯示台灣水青岡的9個族群皆具有高度遺傳多樣性，而在各族群間，又以新發現的蘭崁山族群具有稍高的遺傳分化程度，然而各族群間並沒有顯著的族群分化。

從「核微衛星序列」的結果，顯示台灣水青岡個體之間仍有遺傳變異，故其族群內基因仍然可能有一定的交流。

遺傳變異與保育

上述我們所能檢視的遺傳變異研究結果，只能代表整體族群個體的局部變異性，較難呈現出整體植物間因應不同環境，而被天擇篩選下的結果。要成功探究台灣水青岡完整之族群遺傳結構，進而瞭解其生活史，未來須搭配其他具有鑑別度的基因序列分析，且增加各族群的取樣，並搭配其他各項研究如生殖授粉機制、種子小苗的存活力等，才能更具說服力。

我們期望目前所得到的有限資訊，能夠提供一些台灣水青岡在演化歷史上的發展佐證，而最終也能有更完整的證據，來完整探究台灣水青岡族群之基因多樣性，以推廣至台灣水青岡之保育生物學應用。



讓生命延續下去

陳子英·林哲榮／撰文

世界各國因水青岡的稀有性或其生育地的重要性，紛紛設立保護區、國家公園或世界遺產來加以保護。全世界只有10多個分類群的水青岡屬植物，但一半以上的種類分布於亞洲地區，並多退縮、分布於山頭上，面臨著因氣候暖化所造成的生存威脅；其中，台灣水青岡分布零星、數量稀少，更被國際自然及自然資源保育聯盟評為「易受害」等級，受到國際間的矚目。台灣如何與氣候變遷賽跑，規劃縝密的保育措施為台灣水青岡留下一片藍天，實是一大嚴峻考驗。

走在使用與保育的平衡點

自然保育是人類對於自然環境及物種保護或保存的行為，為的是希望能將這些自然資源永續地提供人類使用，並且維持生態系之平衡與穩定。簡單的說保育並非不用，而是合理的利用天然資源，若利用後會造成物種迅速減少或滅絕的情況，就應停止利用並加以妥善保存。

生物多樣性保育 目前全球有許多物種正逐漸減少或消失，森林的砍伐、熱帶雨林面積的減少、濕地持續消失、海洋破壞與污染、土壤破壞及劣化、外來物種的入侵及全球氣候暖化等，都是造成生物多樣性減少與物種消失的原因。現今保育上有4個主要的目標：(1)保護人類生存所需之資源免遭受破壞及污染、(2)保障生態系資源之永續利用、(3)保存物種DNA的多樣性、(4)保留自然歷史之紀念物。

鑑於全球生物多樣性的消逝有日益嚴重之現象，聯合國環境保護



外來入侵物種會破壞當地生態系統 The alien invasive species will disrupt a local ecosystem

組織（UNEP）、國際自然及自然資源保育聯盟（IUCN）及聯合國農糧組織（FAO）提出了「生物多樣性公約」，並於1992年聯合國會議中通過，1993年正式生效。這是全世界對於生物多樣性的保育有著共同明確目標的一份公約。

物種保育的方法 物種的保育上可分為「就地保育」與「區外保育」

2種。「就地保育」是保護或復育物種族群及其棲息的生態系統，例如將水青岡屬植物於現地劃設保護（留）區或國家公園來保護。「區外保育」是在生育地之外進行物種基因的保存，使其避免滅絕，並在需要的狀況下進行復育或補充原生族群，此法通常以植物園



森林保護區肩負保育、研究及教育的功能。（照片中為插天山自然保留區）

Forest reserve area can preserve local natural ecosystem and provide the function of research and education. (Photo: Chatianshan Nature Reserve)



林業試驗所附屬的台北植物園是頗負盛名的植物教育中心，蒐羅的植物高達2,000種以上。
 Taipei Botanical Garden, affiliated to Taiwan Forestry Research Institute, is a reputable educational center with a plant collection over 2,000 species.



南澳原生樹木園以栽培原生植物為主
 Nanao Botanical Garden grows mainly native plants



台灣林業試驗所林木種子冷藏庫以保存林木種原為主
 The cold storage house of Taiwan Forestry Research Institute preserves mainly the seeds of forest trees



、種子庫、花粉孢子庫及DNA基因庫進行之，例如將水青岡屬植物之物種移至植物園或種子庫中進行保護。

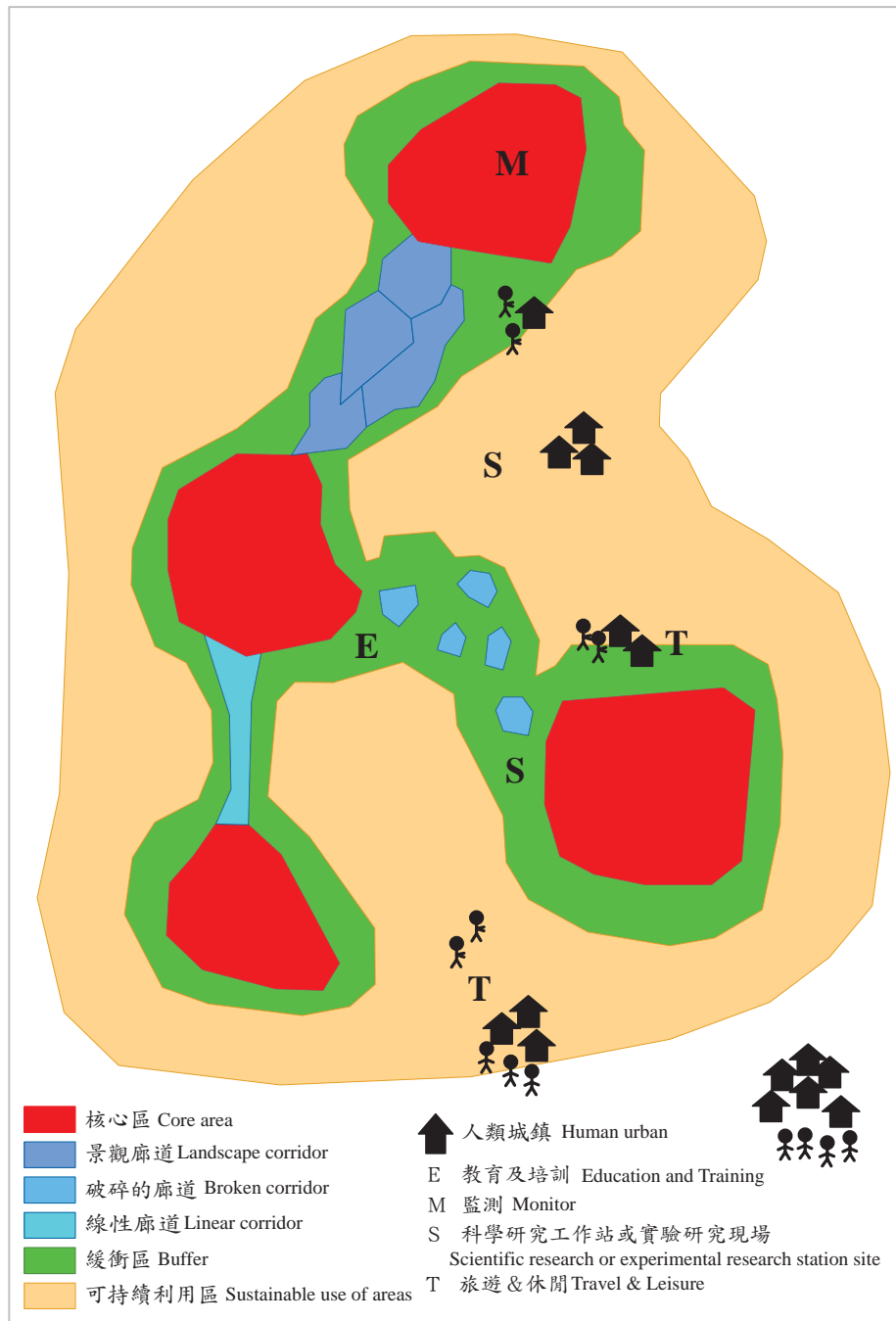
保護（留）區的設立 保護（留）區設置的目的是為了保護與維持生物多樣性及自然資源，並有相關法令負責管理與執法。然而保護（留）區的劃設常與民眾的生活發展發生衝突，如何在兩者間取得平衡確實是一大課題。如果保護（留）區的劃設可以考量社區發展與民眾生活，依照地理條件及生態機能劃分為永續利用區、緩衝區及核心區，那保育與民眾需求是可以同時兼顧。



太魯閣國家公園的峽谷景致名聞遐邇
Taroko National Park widely known for its gorges

保護（留）區的核心區是生物多樣性最完整且保育物種最密集的地方，可以由一塊或多塊區域所組成，且面積足以維持保育物種的自然更新或繁衍，除了科學研究外，禁止其他一切人類的活動；緩衝區位於核心區外圍，其面積大於核心區，緩衝區的劃設在於維持干擾機制，並保護緩衝區免遭受影響及破壞，也可將外來入侵種限制在區內，並可作為大部份科學研究之區域，但禁止狩獵和經營性開發之行為；永續利用區則位於緩衝區外圍，目的在連結保護區與周遭地區，也就是當地居民可以利用該地的資源來進行開發及使用，例如生態旅遊、植物園及社區整體營造等。





自然保護（留）區的建議規劃圖（修改自 Asian Development Bank, 2005）

The proposed programme map of the protection (reserve) area (modified from Asian Development Bank, 2005)





合理利用與妥善保存的平衡點
The trade off between rational use and careful preservation

國際間對水青岡的保育

水青岡遍布北半球，在保育上因其具有「生態系的代表性」和「稀有物種」的重要地位，而被劃設的各種等級的保護區就地保存。

國際自然及自然資源保育聯盟（IUCN）的稀有物種紅皮書中，將長柄水青岡和台灣水青岡列為易受害（Vulnerable），並建議擁有該物種的國家宜擬具妥當保育措施並保護之。



自然保護區的生態旅遊
Ecotourism in nature reserves

生態旅遊步道
Trails of ecotourism

IUCN 水青岡屬植物瀕危物種清單 <i>Fagus</i> spp. on the endangered list of IUCN				
物種 Species	評估資料 Red List Category & Criteria			評定年度 Year Assessed
	等級 Grade	狀態 Status	版本 Version	
台灣水青岡 <i>Fagus hayatae</i>	易受害 Vulnerable (VU)	D2 註	ver 2.3	1998
長柄水青岡 <i>Fagus longipetiolata</i>	易受害 Vulnerable (VU)	A1cd 註	ver 2.3	1998
<p>註：易受害 (Vulnerable, VU) 一分類群在中期內將面臨於野外絕種之威脅，但未達嚴重瀕臨絕滅或瀕臨絕滅之標準者，列為易受害種。包括A至E各種情形之一：</p> <p>A. 族群數量以下列之一情形在減少： 1. 在過去10年或三個世代內，根據下列各點之一而觀察、預估、推論或感覺到其族群至少減少了50%： (a) 直接觀察 (b) 適當的豐富度指數 (c) 分布區域、實際占有面積或棲地品質劇烈減少或下降 (d) 實際或潛在的開發破壞 (e) 受外來種、雜交種、病原、污染源、競爭者或寄生生物之影響</p> <p>D. 族群小或侷限分布，並有下列情形之一： 1. 預估族群內能繁殖之成熟個體數少於1,000個。 2. 族群侷限分布在小於100km²以內之範圍或生長地點少於5個。如此之族群在短時間內極易受人為活動之影響，成為嚴重瀕臨絕滅或瀕臨絕滅。</p> <p>ULNERABLE (VU) A taxon is Vulnerable when it is not Critically Endangered or Endangered but is facing a high risk of extinction in the wild in the medium-term future, as defined by any of the following criteria (A to E):</p> <p>A) Population reduction in the form of either of the following: 1) An observed, estimated, inferred or suspected reduction of at least 20% over the last 10 years or three generations, whichever is the longer, based on (and specifying) any of the following: a) direct observation b) an index of abundance appropriate for the taxon c) a decline in area of occupancy, extent of occurrence and/or quality of habitat d) actual or potential levels of exploitation e) the effects of introduced taxa, hybridisation, pathogens, pollutants, competitors or parasites.</p> <p>D) Population very small or restricted in the form of either of the following: 1) Population estimated to number less than 1000 mature individuals. 2) Population is characterised by an acute restriction in its area of occupancy (typically less than 100 km²) or in the number of locations (typically less than five). Such a taxon would thus be prone to the effects of human activities (or stochastic events whose impact is increased by human activities) within a very short period of time in an unforeseeable future, and is thus capable of becoming Critically Endangered or even Extinct in a very short period</p>				

資料來源：The IUCN Red List of Threatened Species

中國和台灣都有台灣水青岡的分布，前者將之列入珍稀瀕危的物種清單中，後者則依《文化資產保存法》公告指定為5種珍貴稀有物種之一，保育原因為其冰河孑遺物種的地位以及學術上的價值，這在保育等級和重視度上是相當獨特的。

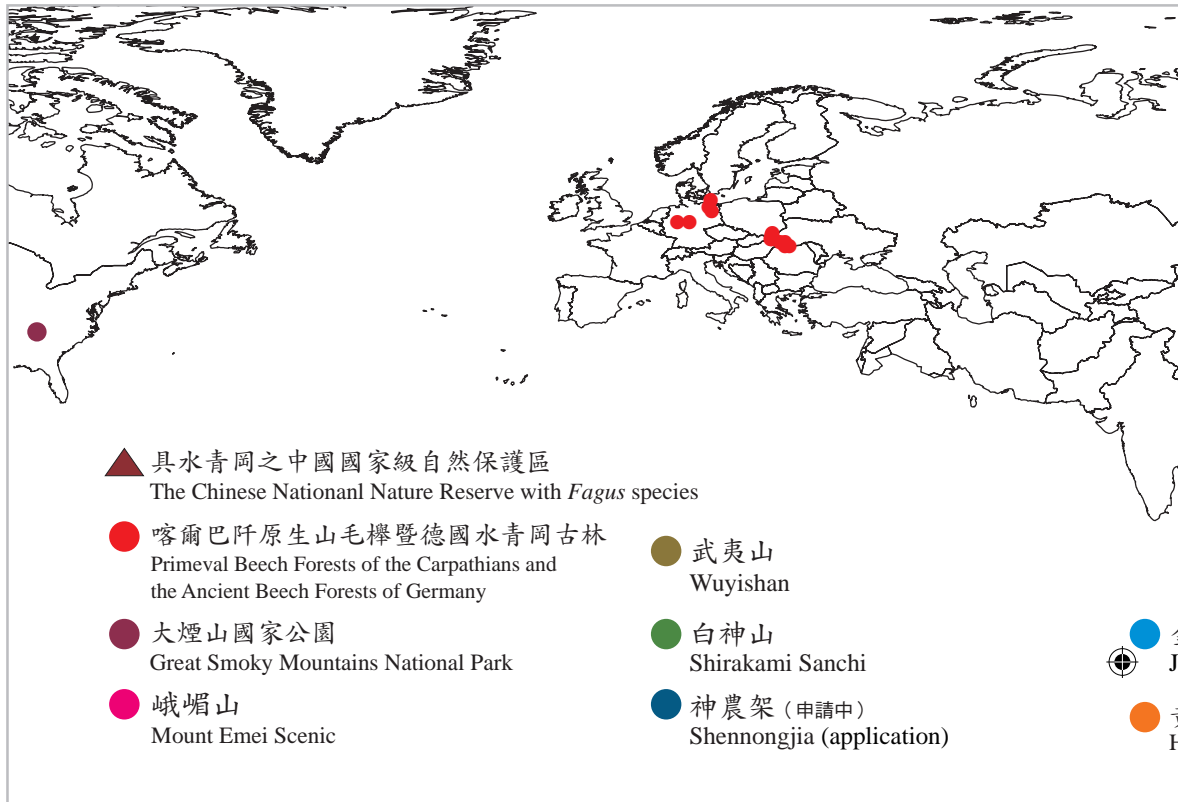


對於稀有及具代表性的生態系，全球各地依循國際自然及自然資源保育聯盟對保護區之定義，劃設各種類型和保護等級的保護區，例如為科學研究而嚴格劃設的自然保護區，為兼具保育、遊憩等功能而劃設的國家公園等。這些保護區若經國際認定為全世界人類的資產，應當被保留或保存下來，聯合國教育科學文化組織（United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization，UNESCO）將列為世界遺產（World Heritage），呼籲世人一起重視與保護。

從過去到現在，世界各國的水青岡生態系與當地居民一直都有密切關係，許多地區的水青岡森林與其所伴生的物種，都因足具當地植物社會代表性或獨特的稀有性而被列入保護區系統中。例如在北半球的美洲、歐洲和日本地區，水青岡森林是盛行的植群帶，目前因具「代表性」和「尚保留原始狀態」而被劃入世界遺產地的保護區就有北美的「大煙山國家公園」，歐洲的「喀爾巴阡原生山毛櫸暨德國水青岡古林」（Primeval beech Forests of the Carpathians and the Ancient beech Forests of Germany）以及日本的「白神山地」。

美國 目前，美國境內劃設的702個自然保護區中，大煙山國家公園位於美東，橫跨田納西州東邊和北卡羅來納州西邊，由於園內阿帕拉契山脈的南北走向，造就這個地區在最後一次冰河時期時成為許多動植物的避難所，也因此成為溫帶區物種多樣性最高的區域，同時也是美洲水青岡族群主要的分布地。基於豐富且多樣的生物種類，大煙山國家公園於1983年被列入世界遺產名錄中。

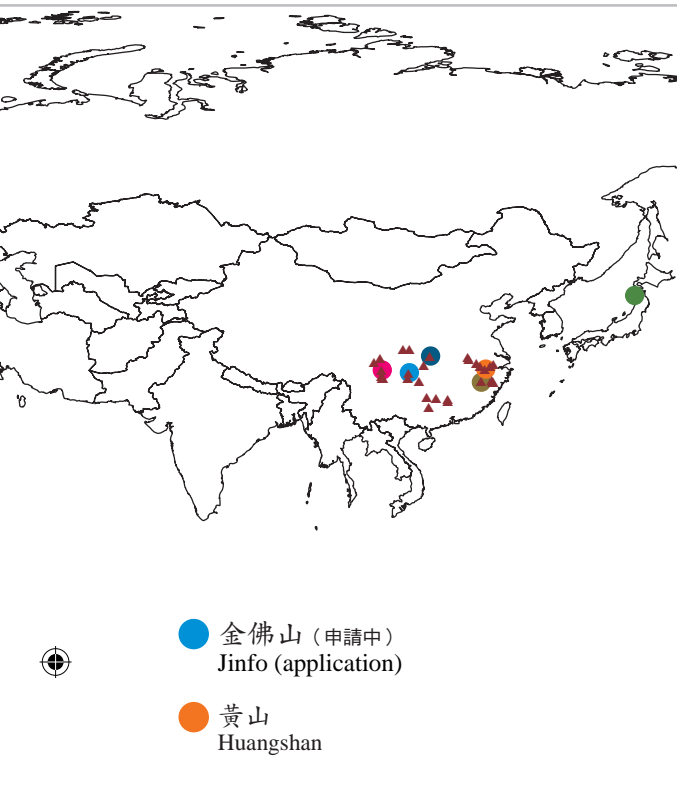
歐洲 在歐洲的保護區，如伯罕水青岡國家自然保留區（Burnham Beeches Nature Reserve）、大帕拉迪索國家公園（Gran Paradiso National Park）、亞斯蒙特國家公園、黑森林柯勒瓦爾德國家公園



有水青岡屬植物的世界自然遺產地分布圖
The Distribution of the world heritages with *Fagus* species

(Kellerwald-Edersee National Park)、Hyrcanian Forest (Caspian Forest) 森林生態區、南山脊國家公園以及歐洲最大的喀爾巴阡山脈的生物圈保護區等地區內都是水青岡的重要生育地。喀爾巴阡山脈中有歐洲最大最原始的水青岡森林，橫跨多個國家，並於2007年被指定為世界自然遺產。

2011年，德國的黑森林柯勒瓦爾德國家公園 (Kellerwald-Edersee) 與喀爾巴阡山脈原始水青岡森林合併，並擴大結合了德國境



內的梅克倫堡——前波莫瑞的米裡茨國家公園（Mueritz Nationalpark in Mecklenburg-Vorpommern）、圖林根的海尼希國家公園（Hainich）、呂根島上的亞斯蒙德國家公園（Jasmund auf Ruegen）和布蘭登堡的朔夫海德——科林自然保護區（Schorfheide-Chorin）等4處具有水青岡森林之國家公園與自然保護區，這整個合併後的新範圍橫跨了5個國家，並統稱為「喀爾巴阡原生山毛櫸暨德國水青岡古森林」（Primeval beech Forests of the Carpathians and the Ancient beech Forests of Germany）。

日本 在日本，因應保育的需求目前共劃設了841個保護區。為了維護生態體系而設置的森林生態系保護區域佔有29個，其中的白神山地的圓齒水青岡森林是日本最主要之落葉闊葉林帶的代表。

白神山地具有非常獨特的生態環境，保存了眾多的稀有植物與動物，並擁有全世界面積最大之水青岡原始林，目前僅有歐洲大陸的水青岡原始林可以與之媲美。日本國內14個世界遺產中，屬於世界自然遺產的只有3處，其中一處就是這片在1993年被列為世界自然遺產的水青岡原始林。



中國境內有水青岡屬植物的國家級自然保護區及世界遺產地分布圖
Distribution of National Nature Reserves and World Heritages of China with *Fagus* species



中國 中國所劃設之保護區共有2,349個，屬於國家級的保護區有310個，且數量還在持續增加當中。在這些國家級的保護區中，有水青岡屬植物分布的共有25處，其中的米倉山自然保護區、天目山自然保護區、清涼峰自然保護區、神農架自然保護區、七姊妹山自然保護區及大小蘭溝自然保護區（省級）等6個保護區內則有巴山水青岡的分布。

目前，在中國名列世界遺產的黃山、武夷山及峨嵋山內有水青岡屬植物的分布。然而，在提名申請為世界遺產的54個預備名單

中，湖北的神農架自然保護區與重慶的金佛山自然保護區內也有水青岡屬之植物，不過，只有神農架自然保護區擁有巴山水青岡。

整體而言，水青岡屬植物因本身的稀有性，或其生育地的生態系統代表性或重要性，廣被世界各國劃設為自然保護（留）區、國家公園，或是申請列入世界遺產中加以保護，水青岡屬物種或其森林生態系在國際間的重要性不言而喻。

自然保育的律法

對於自然資源的保育，台灣一直抱著相當程度的重視，對於保育之規劃與方式皆有長遠之計。目前，台灣國內針對自然保育而立法的法令有《森林法》、《文化資產保存法》、《野生動物保育法》以及《國家公園法》，這4個法令是劃設自然保護區、自然保留區、野生動物保護區、野生動物重要棲息環境及國家公園之重要依據。

針對台灣水青岡保護（留）區設置的相關法令條文如下：

《森林法》第17-1條：為維護森林生態環境，保存生物多樣性，森林區域內，得設置自然保護區，並依其資源特性，管制人員及交通工具出入；其設置與廢止條件、管理經營方式及許可、管制事項之辦法，由中央主管機關定之。

《自然保護區設置管理辦法》第2條：森林區域內有下列條件之一者，得設置為自然保護區：一、具有生態及保育價值之原始森林。二、具有生態代表性之地景、林型。三、特殊之天然湖泊、溪流、沼澤、海岸、沙灘等區域。四、保育類野生動物之棲息地或珍貴稀

有植物之生育地。五、其他經主管機關認定有特別保護之必要。

《文化資產保存法》第79條：自然地景依其主管機關，區分為國定、直轄市定、縣（市）定三類，由各級主管機關審查指定後，辦理公告。直轄市定、縣（市）定者，並應報中央主管機關備查。

自然地景滅失、減損或增加其價值時，主管機關得廢止其指定或變更其類別，並辦理公告。直轄市定、縣（市）定者，應報中央主管機關核定。

前二項指定基準、審查、廢止條件與程序及其他應遵行事項之辦法，由中央主管機關定之。

具自然地景價值者之所有人得向主管機關申請指定，主管機關受理該項申請，應依法定程序審查之。

行政院農業委員會於民國77年依據文資法公告台灣水青岡為「珍貴稀有植物」，並劃設插天山自然保留區。

保留台灣水青岡森林的方舟

最近，世界上有許多外來種入侵，導致整個植物社會瓦解的例子，例如紅火蟻入侵美國，對國家及民生社會造成極大的損失。

歐洲的水青岡易罹患一種樹皮病，嚴重者將導致死亡。在19世紀，此疾病藉由人類的攜帶進入美國東部，導致大量的美洲水青岡也罹患樹皮病，造成經濟上及生態上的極大損失及衝擊。因此，妥善的保護除了考量具生態展示功能的緩衝區外，也應劃定嚴格的保護帶，以妥善的保存世界上族群稀少的台灣水青岡和台灣獨特的溫帶落葉闊葉林——水青岡純林。

建立完整保護網以就地保育台灣水青岡是非常重要的，除了可以保存台灣水青岡，還可以：(1)提供台灣水青岡區外復育之種源；(2)進行持續監測與調查工作，以累積足夠的知識以為保存與復育工作的基石，同時，台灣水青岡也是冰河後子遺植物退卻方式的最佳研究素材，是檢驗冰河退卻及全球暖化的最佳指標；(3)保護台灣水青岡森林也能保護此生態系中特有的動植物永續繁衍。

目前台灣已劃設89個自然保護區域，其中有21個自然保留區、18個野生動物保護區、35個野生動物重要棲息環境、8個國家公園、1個國家自然公園以及6個自然保護區。目前僅有「插天山自然保留區」是針對台灣水青岡所劃設之保護區，這個自然保留區面積約7,973公頃，海拔約1,900~2,000公尺，位於桃園縣復興鄉與台北縣烏來鄉交界處，隸屬新竹林區管理處烏來事業區與大溪事業區，在民國81年依文化資產保存法劃定；在插天山自然保留區中，台灣水青岡分布面積約172.66公頃。



插天山自然保留區
Chatianshan Nature Reserve

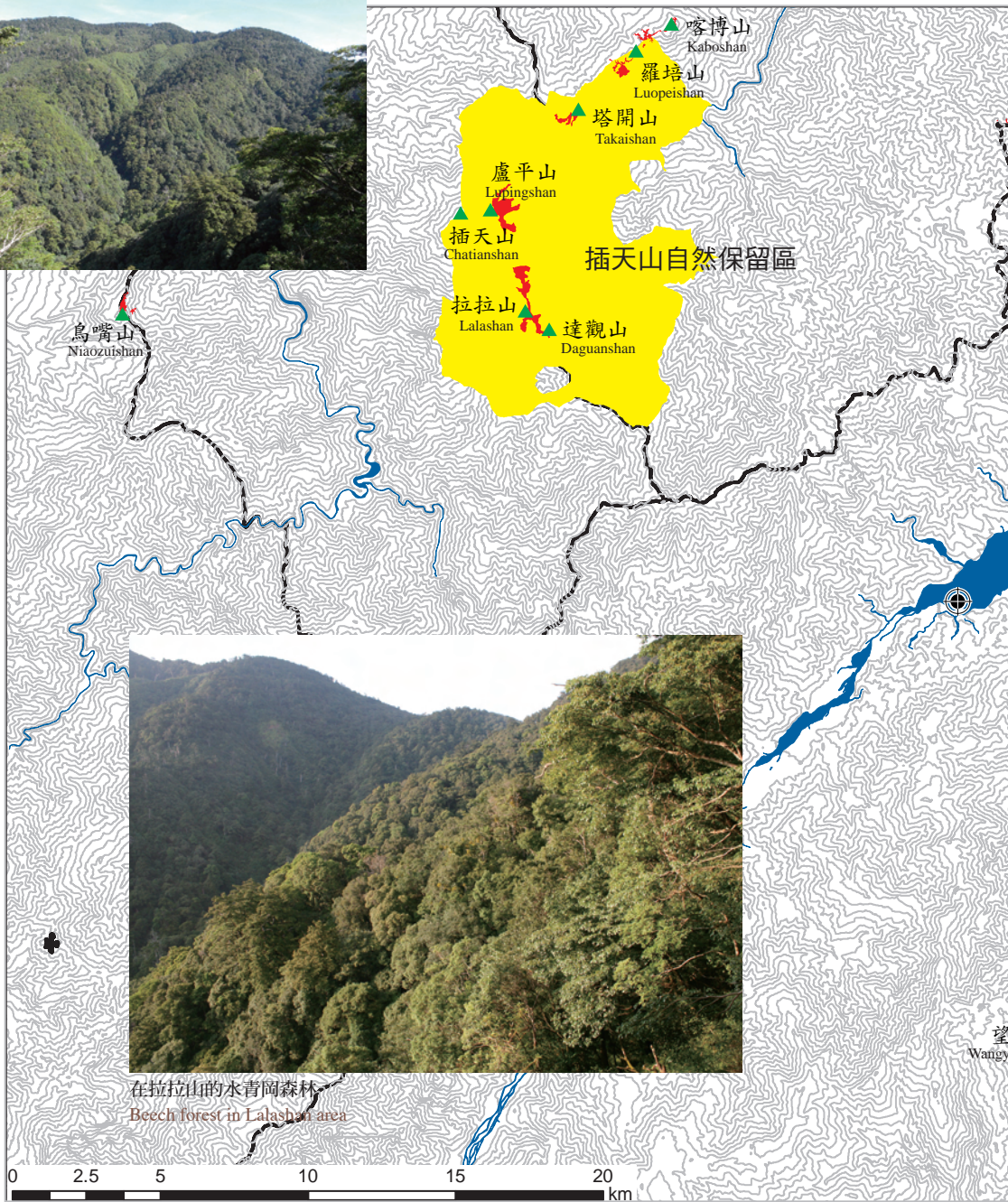
另外，位於宜蘭縣南澳鄉境內，其流域為南澳沿海河系流域；海拔約1,500~2,000公尺，隸屬羅東林區管理處南澳事業區範圍的銅山地區，擁有1154.32公頃的台灣水青岡純林，若與世界各地相比，應是世界上面積最大的台灣水青岡原始林；位於宜蘭縣南澳鄉境內，南澳沿海河系流域上游，海拔約1,200~1,400公尺，隸屬羅東林區管理處南澳事業區範圍的蘭崁山、大白山地區，則擁有台灣水青岡分布面積約34.41公頃，建議將這三個地區共同劃設為保護區。

台灣地區台灣水青岡分布地區及面積一覽表 Distribution and coverage of <i>Fagus hayatae</i> forest in Taiwan				
	插天山自然保留區 (含拉拉山) Chatianshan Nature Reserve (Contain Lalashan)	銅山一帶地區 Tongshan Region		
		銅山 Tongshan	蘭崁山 Lankanshan	大白山 Dabaishan
建議保護面積 (公頃) Recommended protect area (ha)	7973	約 10,000		
台灣水青岡分布面積 (公頃) <i>Fagus hayatae</i> distribution area (ha)	172.66	1154.32	0.43	33.98

本書建議將銅山、大白山及蘭崁山依「森林法」劃定約為10,000公頃之國有林為自然保護區，串連起台灣水青岡之完整保護網。在這片建議劃設的保護區中目前紀錄有409種植物，並擁有紅檜、台灣扁柏、鐵釘樹及八角蓮等10種珍稀植物。水青岡的結實週期約4到6年一次與國外某些水青岡物種相似，且種子在室內不易儲存，粗略估計只能保存10年，而野外的情形在隔年發芽後6個月後即不具有發芽之潛力。此外水青岡也是幾種冰河子遺的蛾類與蝶類的專一食料，在野外應有足夠的個體讓葉子的展葉期呈現連續的時段以配合蛾、蝶類的生活史，因此在遷地保存的種子庫及野外栽培上都有其困難性，在非必要的情況下才使用遷地保存，應將其目前已有殘存的小族群及銅山的大族群盡力保留下來，並劃入保護區系統中就地保育。



在插天山自然保留區的水青岡森林
Beech forest in Chatianshan Nature Reserve



在拉拉山的水青岡森林
Beech forest in Lalashan area

插天山自然保留區與台灣水青岡森林分布圖
Chatianshan Nature Reserve and Distribution of Taiwan beech forest



在銅山的水青岡森林
Beech forest in
Tongshan area



在蘭茨山的水青岡森林
Beech forest in Lankanshan area



在鹿皮山的水青岡森林
Beech forest in Lupishan
area



台灣水青岡森林中的稀有植物：紅檜、台灣扁柏、鐵釘樹及八角蓮等。



紅檜 *Chamaecyparis formosensis*



八角蓮 *Dysosma pleiantha*



鐵釘樹 *Lindera erythrocarpa*



鐵釘樹 *Lindera erythrocarpa*



台灣扁柏 *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*

Contents

Preface	186
Prologue	188
The discovery and morphology of Taiwan beech	190
Features of Taiwan beech	190
Discovery and nomenclature of Taiwan beech	191
Discovery of Taiwan beech habitats	192
The worldwide distribution of <i>Fagus</i> forest and <i>Fagus</i> species	194
Classification of <i>Fagus</i> species	194
Migration of <i>Fagus</i> species during the ice age and post-ice age	195
Present worldwide distribution of <i>Fagus</i> species	196
Companion species and physiognomy of <i>Fagus</i> forests	198
The structure and dynamics of <i>Fagus</i> forests	199
Taiwan beech and the forest	202
Taiwan beech in the ice age	202
Distribution and characteristics of <i>Fagus hayatae</i>	203
Companion species in the Beech forest	204
Taiwan beech forest composition	206
<i>Yushania nitakayamensis</i> — the strong competitor	207
Phenology and natural regeneration of Taiwan beech	210
Phenology of Taiwan beech	210
Development of Taiwan beech buds	211
Development of Taiwan beech leaves	212
Flowering and fruiting of Taiwan beech	212
Natural regeneration of Taiwan beech	213

Germination, Seed Storage, and seedling establishment of Taiwan beech	216
Seed maturation of Taiwan beech	216
Seed collection and treatment of <i>Fagus hayatae</i>	216
Seed characteristics of Taiwan beech	217
Dormancy and germination of Taiwan beech seeds	217
Seed storage of Taiwan beech	218
Possibility of <i>ex situ</i> seed storage conservation	220
Seedling establishment of Taiwan beech	220
Animals in the Taiwan beech forest	222
Inventory methods	222
Mammals in the Taiwan beech forest	224
Birds in the Taiwan beech forest	224
Reptiles and amphibians in the Taiwan beech forest	225
Insect fauna associated with beech forests	226
Sampling methods	226
Insect fauna on the beeches of the world	226
Insects relying on Taiwan beech	228
Polyphagous insects associated with Taiwan beech	230
Gall-makers on Taiwan beech	230
Borers and debris-feeders in Taiwan beech forests	231
Non- <i>Fagus</i> -feeding insects associated with the Taiwan beech forests	231
Genetic variation in <i>Fagus hayatae</i>	232
Research on the worldwide genetic variation of <i>Fagus</i>	232
Study of genetic variation in <i>Fagus hayatae</i>	234
To continue the ongoing life	236
Trade off between the use and conservation	236
International conservation of <i>Fagus</i> forests	237
Conservation laws in Taiwan	239
Preserving nature's ark of Taiwan beech forests	240
References	241
Index	251

Preface

Taiwan beech (*Fagus hayatae*) is a relict plant of family Fagaceae from the ice age. Its forest is sometimes called “summer-green forest” because of the deciduous nature of its leaves which fall in winter and re-sprout in summer. Since Taiwan beech is the only species of genus *Fagus* in Taiwan, it is designated as a rare-and-valuable plant and protected by the Cultural Heritage Preservation Act.

In Taiwan *Fagus hayatae* is distributed mainly in two areas, Chatianshan and Tongshan. The Chatianshan population is scattered from Chatianshan to Lalashan area in Taipei and Taoyuan counties, which was designated as Chatianshan Nature Reserve in 1992 to protect the ecosystem. On the other hand, the Tongshan population, the largest known population in Taiwan with a total of 1,100 ha, was discovered by Forest Bureau and Professor Tze-Ying Chen in 1998.

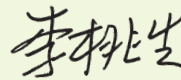
Nowadays, ensuring the survival of the Taiwan beech forest has become a challenge because the global warming threatens its present distribution on the mountain tops. Therefore, the project of “Biodiversity survey and conservation regime of *Fagus hayatae* forest in Taiwan” was launched in 1999 to conduct the 3 year-long comprehensive survey of the ecosystem. Through this project, the habitat was surveyed and monitored, the population variation was examined, the *ex-situ* seedlings were established, and the regeneration mechanism was tested.

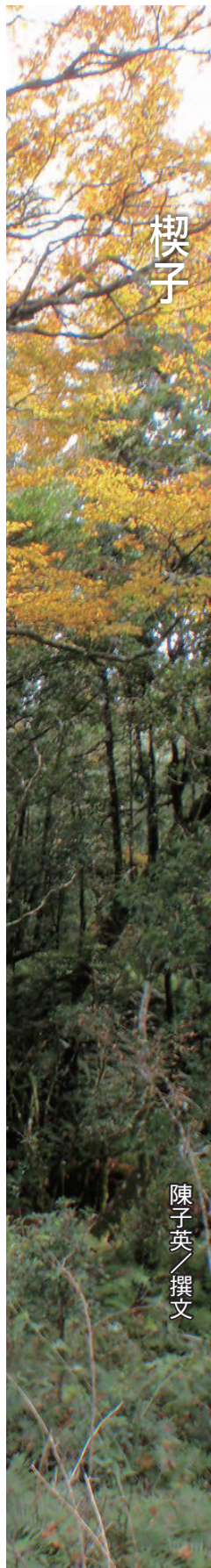
This book describes the discovery history, the vegetation survey, and the genetic analysis from the 3-year project. The specific biome in the Taiwan beech ecosystem are also introduced in the book. A conservation strategy and a protected area system are proposed at the end to provide the Forestry Bureau with fundamental information and for further policy making considerations.

The Forestry Bureau has been actively protecting *Fagus hayatae* in Yilan area and will implement the design of Taiwan Beech Nature Reserve to protect the species. Hopefully, through the various protection efforts, the isolated populations of *Fagus hayatae* in Taiwan can continue to thrive.

Finally, on behalf of the Forestry Bureau, I would like to thank the principal investigators and the research team members for their hard work and efforts.

Director General
Forestry Bureau, Council of Agriculture,
Executive Yuan.





楔子

陳子英 / 撰文

Prologue

Tze-Ying Chen

Precious relic plant

The value of *Fagus hayatae* comes from its rarity and academic importance. Among 13 *Fagus* taxa around the world, some taxa are widely distributed in Europe, eastern America, China, and Japan, while some others such as *F. hayatae* and *F. mexicana* are narrowly distributed. All these relic forest fragments are well protected by their respective countries.

The forests of *F. hayatae* are currently distributed on the ridges of several mountains in Taiwan. *F. hayatae* subsp. *pashanica*, the subspecies in China, grows in Gansu, Sichuan, Hubei, Shaanxi (Dabashan), and Zhejiang (Qingliangfeng). The genetic studies have shown that these fragmented distributions of *Fagus* populations belong to the same species. The genetic variations are not sufficient to infer speciation. These two taxa have narrow distributions and small populations, and their regeneration is difficult due to a lack of seedlings in the forest understory. Therefore, they are national rare species and also listed in the IUCN Red List of Threatened Species.

Located on the border between the tropics and subtropics, Taiwan has a mild climate favorable for the growth of hardwood species which naturally form the major forest types. The forest of *F. hayatae*, a deciduous hardwood forest type typical of the temperate area, is a rare type in Taiwan. In the past, some scientists called it “summer green forest”, a similar name used in China. This species migrated via the land bridge in the ice period of the Pleistocene, and became isolated in different locations when the land bridge vanished in the interglacial stage. It’s a valuable example for phytogeographic studies.

Within two million years, the glaciers had come and gone many times, eliminating some plant species, and making some other species migrate between the refuges and original habitats. *Fagus* species of various locations all experienced the effect of the glaciers. *Fagus* species in Europe, America, and Japan expanded northward after the ice period. By contrast, *F. hayatae* of China and Taiwan reduced the distribution by retreating from the lowland to the mid-altitudinal ridges and tops.

That the plants became isolated into different locations due to the glaciers, or



ascended to the mountain tops due to global warming are the phylogeographic phenomena making *F. hayatae* the center of academic society. With the ongoing global warming, *F. hayatae* is also the important reference for monitoring the changes in plant distribution along the latitudinal and altitudinal gradients.

Rich *Fagus* forest ecosystem

The forest of *F. hayatae* is a unique deciduous hardwood forest in Taiwan. The overstory consists of mainly deciduous *F. hayatae*. The other companion species include tall tree species in the overstory, and shrubs and herbaceous species in the understory. similar to *Fagus* forests of China, the forest of *F. hayatae* is the mixture of many evergreen hardwoods and has the dwarf bamboos as the understory dominants.

Taiwan beech begins to break buds, unfold leaves, and bloom in March. Fruits ripen in August, leaves turn yellow in October, and leaves shed massively in November. In the fall, the ridges are dotted with golden leaves shaped like a golden giant dragon coiling around the mountain tops, a view beautiful, spectacular, and breathtaking.

The same changes of leaves occur yearly, but flowers and fruits appear only once every 4-6 years. The masting years of Taiwan beech attract many animals including insects to feed on the seeds. Those falling onto the soil either germinate or lose their vitality after a few months. Unlike the temperate species, this species cannot preserve its seeds in the seed bank.

The forest of Taiwan beech and the neighboring mixed forests of conifers and hardwoods, mainly composed of Lauraceae, Fagaceae, and *Chamaecyparis* spp. are the heavens for wildlife. The wildlife inventory includes 21 mammal species, 31 bird species, 5 frog species, and 6 reptile species. The photographic images taken include Formosan Reeve's muntjac suckling and Formosan yellow-throated marten preying on Formosan Reeve's muntjac. These valuable images will increase the public understanding of the secretive wildlife.

The insect inventory includes 83 species and 27 families. The majority is herbivorous Lepidopteran species. Some specialists feeding exclusively on *F. hayatae* are precious species which are phylogenetically close with some species growing in the forest of *F. japonica*. The populations of Taiwan are presumably the relic of the glacier. These insects verify once again the effect of the ice period of the Pleistocene on *Fagus* forests, and emphasize the importance and value of Taiwan beech forest.

The discovery and morphology of Taiwan beech

Chang-Fu Hsieh / Tze-Ying Chen

Taiwan beech (*Fagus hayatae*), a relict plant species from the ice age, was discovered in 1906 by a Japanese technician in Northern Chatianshan, Taiwan. At the time of discovery, it was considered a variety of European beech (*Fagus sylvatica*). However, after careful examination, it was subsequently identified as a new species of beech endemic to Taiwan. In 2001, almost 100 years after it was discovered, Taiwan beech was documented in several new localities by different Taiwanese botanists, including the discovery of the largest forest of Taiwan beech in the world.

Features of Taiwan beech

Taiwan beech belongs to a rare deciduous member of the oak (Fagaceae) family, the genus *Fagus*. It differs from members of other genera in the family in that the inflorescence is a head rather than an ament (catkin). In addition, its fruit is a three-angled nut, borne in pairs in soft-spined husks (cupules) (See photographs, p.15-16).

Leaves The leaves are oblong to ovate, approximately 4–5 cm long, acute at the apex, rounded or cuneate at the base, and coarsely serrated with 6–10 pairs of lateral veins running to the margin teeth. The leaves are almost glabrous on both surfaces except some hairs can be found at the junction between the midrib and lateral veins. Taiwan beech also has fewer pairs of lateral veins, compared to other beech species.

Flowers The flowers are unisexual and monoecious. Usually there are 4-7 male (staminate) flowers in an umbel-like head inflorescence; the peduncles and linear bracts are white and tomentose, and bracts fall off after flowering; sepals are united into a tube, which is golden-hairy on the outside. There are 8–16 stamens and pollen grains are rounded. Female (pistillate) flowers are typically 2-fascicled, subtended by a single 4-parted cupule, with a tube-like hairy perianth

(See photograph, p16).

Fruit The fruit is a three-angled nut, borne in pairs in cupules and slightly winged. The cupules are globose-ovoid, soft-spined, and split into 4 valves when matured (See photograph, p.17).

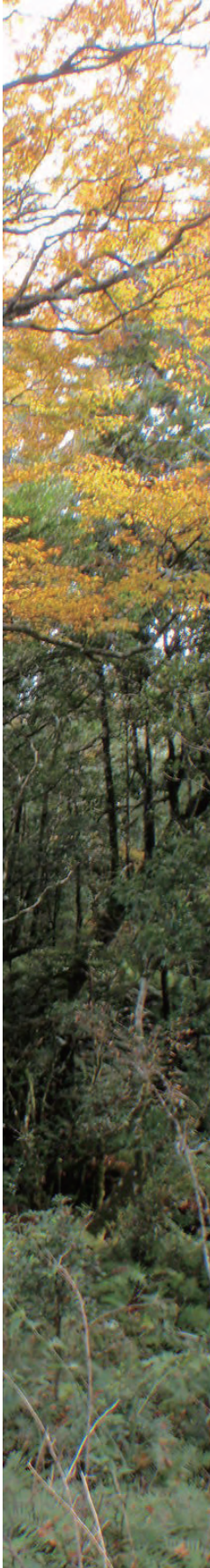
Discovery and nomenclature history of Taiwan beech

The first specimen of Taiwan beech was collected from Chatianshan, Quchi area, Xindian Shichō (now Sanxia District, New Taipei City), Taiwan, by Nariaki Konishi (no. 20) in February 1906 (year 39 of the Meiji era.). After the Governor-General Office of Taiwan was founded in 1895, Konishi came to Taiwan and worked as a technician in the Department of Civil Affairs, and as a curator of the Taiwan Governor's Palace Museum, and as a part-time employee in the Forestry Section. He conducted surveys of Taiwan forest resources, camphor trees, and aborigines for 13 years. During those years, the most important discoveries of his surveys included *Taiwania cryptomerioides*, *Cunninghamia lanceolata*, and *Fagus hayatae*. Moreover, there are 11 plant species from Taiwan named after his surname, Konishi.

The nomenclature history of Taiwan beech The specimen first collected by Konishi was recognized as an unknown variety of European beech (*Fagus sylvatica* var. ?) by Professor Bunzo Hayata following his preliminary examination, and was described in *Flora Montana Formosae* (page 206) in 1908.

Bunzo Hayata Bunzo Hayata was a Japanese botanist who worked for the Governor-General Office of Taiwan and investigated the local flora between 1904 and 1922. He published the first volume of *Icones Plantarum Formosanarum* in 1911 and continued publishing until volume 10 in 1921. During these years, he described approximately 1,600 new species of Taiwanese plants, and he was therefore honored as the founding father of Taiwanese botany (See photograph, p18) .

In 1907, Hayata sent the Taiwan beech specimen collected by Konishi (no. 20), along with a description, to Monsieur J. Palibin working at the St. Petersburg Botanical Garden for identification. In 1911 (year 44 of the Meiji era), Palibin published this new species in *Materials for a Flora of Formosa Supplementary*:



Notes to the Enumeratio Plantarum Formosandarum and Flora Montana Formosa (page 286), edited by Hayata. The specific epithet for the species *Fagus hayatae* Palibin “hayatae” was designated in honor of Hayata.

Type specimen (Holotype) Type specimen is the original specimen from which a description of a new species is made. The type specimen of Taiwan beech is held in the University Museum at the University of Tokyo, Japan. Since the type specimen consists of only the sterile parts of the plant, no description of the flowers and fruits was provided when the new species was published. This specimen was examined and photographed by a research assistant of Professor Chang-Fu Hsieh, Department of Botany, National Taiwan University, Taiwan. Meanwhile, the original publication also noted that the most closely related species of *Fagus hayatae* Palibin is *Fagus japonica* from Japan (See photographs, p21).

Discovery of Taiwan beech habitats

After Konishi’s discovery of Taiwan beech, extensive and detailed investigations of beech forests have been conducted by Taiwanese researchers (Profess Horng-Jye Su, Chang-Fu Hsieh, Chern-Hsiung Ou, King-Cherng Lu, and Ching-An Chiu) in the Chatianshan and Lalashan areas of Taiwan, where the total forest area of Taiwan beech was estimated being more than 300 hectares. Until 1995, Chatianshan and Lalashan were the only known localities for Taiwan beech, and therefore, they have been designated as the Chatianshan Natural Reserve. Moreover, Taiwan beech has been listed as an endangered plant species according to the Cultural Heritage Preservation Act and is under strict conservation (See figure, p.22-23).

Ayushan In 1998, Taiwan beech was found to occur sporadically in broad-leaved forests on the West Peak of Ayushan.

Mt. Niaoziushan On October 10, 2003, Professor Tien-Szu Liao and Professor Jen-Hsien Weng of the National Chung Hsing University, Taiwan, discovered a large tract of Taiwan beech forest around the summit of Niaoziushan (1,748 m). This Taiwan beech forest occupies an area of approximately 6 hectares and consists of more than 200 individuals.



Tongshan Area Early in 1936, Ryoso Kanehira reported that there was a large area of pure Taiwan beech forest along the ridgelines of Shigui (矢櫃), eastern Mount Sanxing (now Wangyangshan, eastern Cuifeng Lake to Tongshan), but no other report was ever made since then until 1998. The occurrence of Taiwan beech in this area was finally rediscovered and confirmed by Professor Tze-Ying Chen, with support from the Luodong Forest District Office, Forestry Bureau.

This Taiwan beech habitat ranges from Wangyangshan to the Tongshan and Xiatongshan ridgelines and covers approximately 1,154 hectare, as estimated by the “National Vegetation Diversity and Mapping Program.” It is now considered as the largest forest of *Fagus hayatae* in Taiwan, and also the largest in the world. The Tongshan area, together with the Chatianshan area, was recognized as the main summer-green forest type in Taiwan. It is interesting to note that the average diameter of beech trees in the Tongshan area is larger than that in the Chatianshan area.

Mt. Daibaishan and Mt. Lankanshan Daibaishan and Lankanshan are located in the Nanao Township of Yilan County, Taiwan, with elevations of 1,369 m and 1,477 m, respectively. During the “National Vegetation Diversity and Mapping Program,” the occurrence of Taiwan beech forests in these areas was initially suspected based on analyses of aerial orthophotographs, and this was subsequently confirmed by Tze-Ying Chen through field surveys in October 2006.

The results of the orthophotograph analysis and field studies show that the beech forests mainly occur between the upper slopes and the summit of Daibaishan with an area of 30.98 hectares. Along the northwestern ridge of Daibaishan, there are 3 small stands of beech forest at approximately 1,308 m elevation, with areas of 0.82, 1.03, and 1.46 ha, respectively. In addition, there is a small area (0.43 ha) of beech forest on the northwestern slopes of Lankanshan.

Summer-green forest The beech forest is mainly composed of deciduous broad-leaved trees, which produce flowers and shoots in spring; the leaves become yellow in fall and shed completely in winter (See photographs, p.25). However, the dominant trees form a green, continuous, dense canopy in summer, and therefore, the forest has become known as a “summer-green forest.” This type of vegetation usually develops in temperate oceanic and monsoon climates.

The worldwide distribution of *Fagus* forests and *Fagus* species

Compiled by Tze-Ying Chen

Classification of *Fagus* species

Fagus species are widely distributed in the temperate areas of Europe, America, and Asia, and form temperate deciduous forests with other deciduous species of the genera *Acer*, *Tilia*, *Quercus*, *Carpinus*, and *Betula*. The wood of *Fagus* species is often used to make tool shafts, floors, and furniture.

The monograph by Shen (1992) described 13 *Fagus* species distributed across the world. However, only 10 taxa are widely discussed today, and these are *Fagus sylvatica*, *Fagus orientalis*, *Fagus grandifolia*, *Fagus grandifolia* ssp. *mexicana*, *Fagus crenata*, *Fagus japonica*, *Fagus engleriana*, *Fagus longipetiolata*, *Fagus hayatae*, and *Fagus lucida* (See table and photographs, p.27-28). *Fagus hayatae* can be classified into 2 subspecies: *F. hayatae* subsp. *hayatae* (in Taiwan) and *F. hayatae* subsp. *pashanica* (in China). The latter has larger leaves and longer cupule-stalks (See photograph, p.29 above). Taiwan is the southern margin range of *Fagus* distribution in the northern hemisphere.

Fagus species are all deciduous, and the majority of the species have single stems, while 3 species have multi-stems. The leaf index (the ratio of leaf length to width) and the number of lateral veins can be used in the classification *Fagus* species. *Fagus engleriana* has narrower leaves and more lateral veins, whereas *F. sylvatica* has wider leaves and fewer lateral veins (6–12 pairs) (See photograph, p.28, 29 above).

In geological history, *Fagus* species were widely distributed in North America, Europe, Japan, and China. According to the fossil record, *Fagus* species originated in the early Paleocene epoch. The Eocene fossil of *Fagus chinensis* Li in Fushun (China) is the earliest fossil of *Fagus* species in the world. The earliest fossil in America is from the early Oligocene, and the earliest fossil in Europe is

from the mid-Oligocene.

Migration of *Fagus* species during the ice age and post-ice age

In the Pleistocene epoch of the Quaternary Period, 4–5 cold glacial periods and warm interglacial stages repeatedly influenced the distribution of *Fagus* species. During the glacial periods, *Fagus* species moved southward, surviving in places referring as refuges. In the warmer interglacial stages, *Fagus* species moved back to their original habitats in the north, or toward higher elevations close to the refuges.

In the Holocene epoch, following the last glacial period of the Pleistocene nearly 10,000 years ago, the ice sheet retreated and the climate became warmer, allowing *Fagus* species to migrate into northern parts of Europe, America, and Asia again.

In Europe, *F. sylvatica* migrated 1,200 km northward from the Balkan Peninsula, the Alps, and Iberia. *Fagus* forests have been continuously disturbed by humans since then. In Europe and Asia, *Fagus* forests were cleared-cut in some regions, but in early days of European settlement, *Tilia* trees were cut and replaced by *F. sylvatica*, causing an increase in *Fagus* and *Quercus* distribution. In addition, planting of *F. sylvatica* in Norway resulted in the northward migration of this species (See figure, p.34).

The seeds of *F. grandifolia* have been observed to be stored and dispersed by birds, such as jays in Europe and blue jays in America, which has enabled this species to migrate further north. In America, *F. grandifolia* began to spread northward from the refuges 16,000 years ago, several thousand years earlier than in Europe. Approximately 7,000 years ago, *Fagus* stabilized its distribution in America and stopped spreading northward (See figure, p.35).

In Japan, *F. crenata* began to migrate northward from the refuges south of 38° N, reached southern Hokkaido 17,000 years ago, and arrived at its present northern border 2,500 years ago. Previously, at lower altitudes along the Sea of Japan, *F. crenata* was a dominant species often mixing with *Quercus*



and *Castanopsis*; but today, the forests have been replaced by plantations or farmlands, highlighting the human influence on *Fagus* distribution (See figure, p.36 left).

In China, *Fagus* species appeared in the region of the Bohai Sea (38° N) 7,000–10,000 years ago. The locality of pollen records was further north than the present distribution of *Fagus* species. The colder, drier climate, or the human impact, may have prevented *Fagus* species from growing around the area of the Bohai Sea. After the ice age, *Fagus* species receded to several mountain-top areas south of 35° N in China, and to the mountains at an altitude of 1,300–2,000 m in northeastern Taiwan.

The worldwide distribution of *Fagus* species in the Holocene is summarized as follows: in the last glacial period, *Fagus* species centralized at several small refuges in America, Europe, and Japan; shortly after the glacial period (10,000–16,000 years ago), these *Fagus* species spread northward to their present distribution; *Fagus* species of China and Taiwan were typically distributed in mountains and a portion of the lowlands during previous ice ages, but they migrated to higher altitudes after the last glacial period and have survived on several low- to mid-altitude mountain-top areas.

Present worldwide distribution of *Fagus* species

Based on extant *Fagus* species distribution, *F. sylvatica* has the northernmost range, reaching close to 60° N in Norway, followed by *Fagus* species on the mountains and lowlands of Japan, southern Europe, and America (45° N–33° N). In contrast, the *Fagus* species of China, Taiwan, and Mexico are distributed on low-latitude mountains. *Fagus sylvatica*, *F. grandifolia*, and *F. crenata* are also the dominant species on local low mountains and lowlands (See figure, p.37).

***Fagus* species of America** *Fagus grandifolia* is distributed in the provinces of southeastern Canada and the eastern half of America, ranging from Maine in the north, northern Florida in the south, the Atlantic coast in the east, and Wisconsin, Missouri, and eastern Texas in the west. Although this species used to grow further west, for example, in California during the glacial periods, its present major distribution is in eastern America and southeastern Canada, with only a

sparse distribution in Mexico (See figure, p.35).

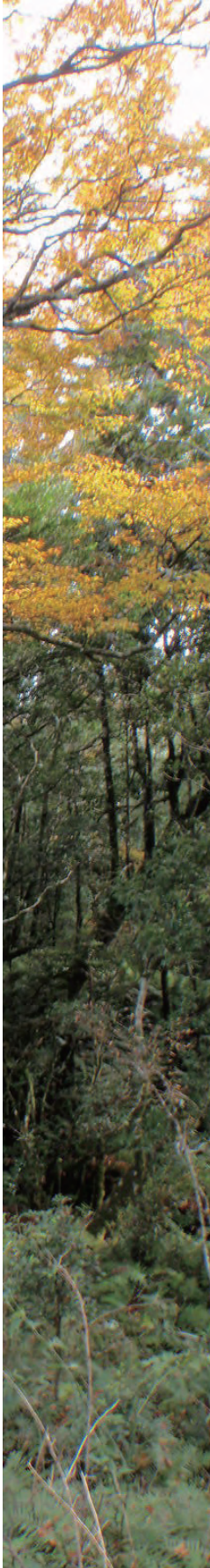
Fagus grandifolia typically forms mixed forests with deciduous or evergreen species, but it also forms large pure forests in the Appalachia region, especially in North Carolina.

Fagus species of Europe *Fagus sylvatica* is distributed across southern Sweden and the more remote areas of southern Norway in northern Europe; central Italy in the south of Europe; France, southern England, northern Portugal and central Spain in the west of Europe; the northeast of Turkey in eastern Europe, where it mixes with *F. orientalis*; and is completely replaced by *F. orientalis* further east (See figure, p.34).

Fagus species of Asia There are two *Fagus* species in Japan. With the Japanese Alps (Hida Mountains) blocking the cold western air in the winter, the majority of snow falls along the Sea of Japan. *Fagus crenata* can endure heavy snow, and thus is distributed mostly in western Japan, whereas *F. japonica* cannot endure heavy snow, and thus is distributed along the Pacific coast of Japan. In Honshu, *F. crenata* is the dominant species in deciduous hardwood forests from low to mid elevations in mid-latitude Japan (See figure, p.36 left).

Fagus engleriana, mostly found in China, and also on Ulleung Island, South Korea. This species probably migrated from China to South Korea after the ice age and grows on the mountains of Ulleung Island (See figure, p.42).

There are four *Fagus* species in China distributed from the Qinling Mountains and southward to Vietnam. The Qinghai-Tibet Plateau rose up 6–7 million years ago, causing the climate to change in China. In the east, the dry temperate deciduous forests, composed mainly of *Quercus* species, and the moister subtropical evergreen hardwood forests were formed. These *Fagus* species are mainly distributed in the subtropical evergreen hardwood forests on the mountains of southern Asia. For example, *F. engleriana* grows in the north of tropical southern Asia and the mountains of eastern Zhejiang. *Fagus lucida* is distributed farther south. *Fagus longipetiolata*, the most widely distributed species, can be found in the mountains of Vietnam, Fukien, and mid-latitude areas. During the interglacial period, *F. longipetiolata* grew mostly on mountains, and rarely on lowlands. *Fagus hayatae* subsp. *pashanica* is widely, yet sporadically, distributed



in the Seven Sisters Mountain Reserve of Hubei, Shennongjia Reserve, Tianmu Mountains of Zhejiang, Guizhou, Shaanxi and Sichuan. Limited by the monsoons of Asia, these *Fagus* species are distributed in areas with summer Pacific air currents and winter monsoons, where the climate is humid all year round but never gets extremely cold (See figure, p.42).

Taiwan is the southernmost border of *Fagus* species distribution besides Vietnam. *Fagus hayatae* subsp. *hayatae* grows at mid-altitudes in the mountains of the northeastern region of Taiwan, where the northeastern monsoon in the winter has the strongest impact. The winter of the habitat is very humid, and may have several days of snow in Taiwan.

Companion species and physiognomy of *Fagus* forests

Fagus species grow in a wide range of temperatures and humidity. Different *Fagus* forests, from the colder coniferous forests to the warmer evergreen hardwood forests, may share many similar companion species.

The majority of *Fagus* species are distributed in the Pan-Arctic floristic areas, as are most of their companion species, including the temperate families such as Pinaceae, Magnoliaceae, Lauraceae, Illiciaceae, Fagaceae, Theaceae, Ulmaceae, Rosaceae, Ericaceae, Styracaceae, Cornaceae, Aceraceae, Juglandaceae, and Araliaceae. In contrast, only a few companion species are from the tropical families such as Moraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, and Meliaceae.

Companion species in the three continents The companion species, and their associated genera and families, differ among the three continents. In Europe, with the lowest number of species, the majority of companion species are the main constituents of the cold-temperate or temperate families. In America, the main companion species are the constituents of the cold-temperate and temperate families, as well as some of the subtropical families. Within the temperate families, there are more species in America than in Europe. In Europe, glaciers probably had the greatest effects on the plant survival as the northward retreat of the glaciers occurred later compared to that in America, resulting in fewer companion species in Europe. In Asia (China and Japan), the weaker effects of

the glaciers led to a higher number of species compared to that in Europe and America, including many relic companion families and genera.

Along the latitudinal gradient, the low-latitude plants are mostly hardwood species, the mid-latitude plants are deciduous hardwood species, the mid- to high-latitude plants are a mixture of deciduous hardwoods and evergreen conifers, and the high-latitude plants are mostly evergreen conifers, forming boreal forests or a mixture with deciduous conifers.

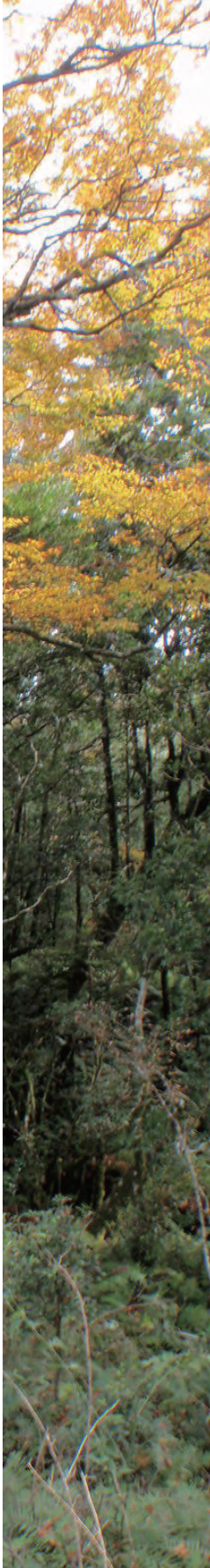
Competition with companion species The diversity of *Fagus* forests tends to be lower in Europe than in America or Asia. In southern America and southern China, the percentage of evergreen hardwood species is higher compared to that in Europe, northern America, northern China, and northern Japan. In such diverse forests, however, *Fagus* species have far lower competitive ability than their companion species do.

The three mid-latitude *Fagus* species are distributed on mountains as well as lowlands, and are dominants or co-dominants in the regional communities in Europe, Japan, and eastern America. Deciduous *Fagus* species appear to have greater, or comparable, competitive advantage over other deciduous species. However, in China and Taiwan, *Fagus* species also have to compete with evergreen hardwood tree species of Lauraceae and Fagaceae, and understory dwarf bamboos. The evident competitive disadvantage excludes *Fagus* species from lowlands, and restricts its distribution to mountain tops, resulting a mosaic distribution.

The structure and dynamics of *Fagus* forests

Fagus species have only a few branches and can usually grow up to 20–30 m. In contrast, *Fagus* trees in China and Taiwan only grow to 15–20 m. In Europe, *F. sylvatica* forests usually have 1 or 2 layers, while in the southern latitudes, such as China or Taiwan, the *Fagus* forests can have 3 or 4 layers.

Gap regeneration In the pure *Fagus* forests of Europe, regeneration mainly relies on canopy gaps formed by the death of one or more trees. When the trees die and fall, the resultant canopy gaps allow a large amount of light to reach the



forest floor, which facilitates the germination and growth of *Fagus* seedlings in the understory. Growth of these seedlings fills the entire canopy gap, and they gradually grow to mature forests, completing the regeneration. This phenomenon of *F. sylvatica* forests was used as an example for the proposal of “Gap Regeneration Theory” by Watt (1957), and is the basis on which the dynamic regeneration theory of mature forests has been developed across the world. (See photograph and figure, p.47).

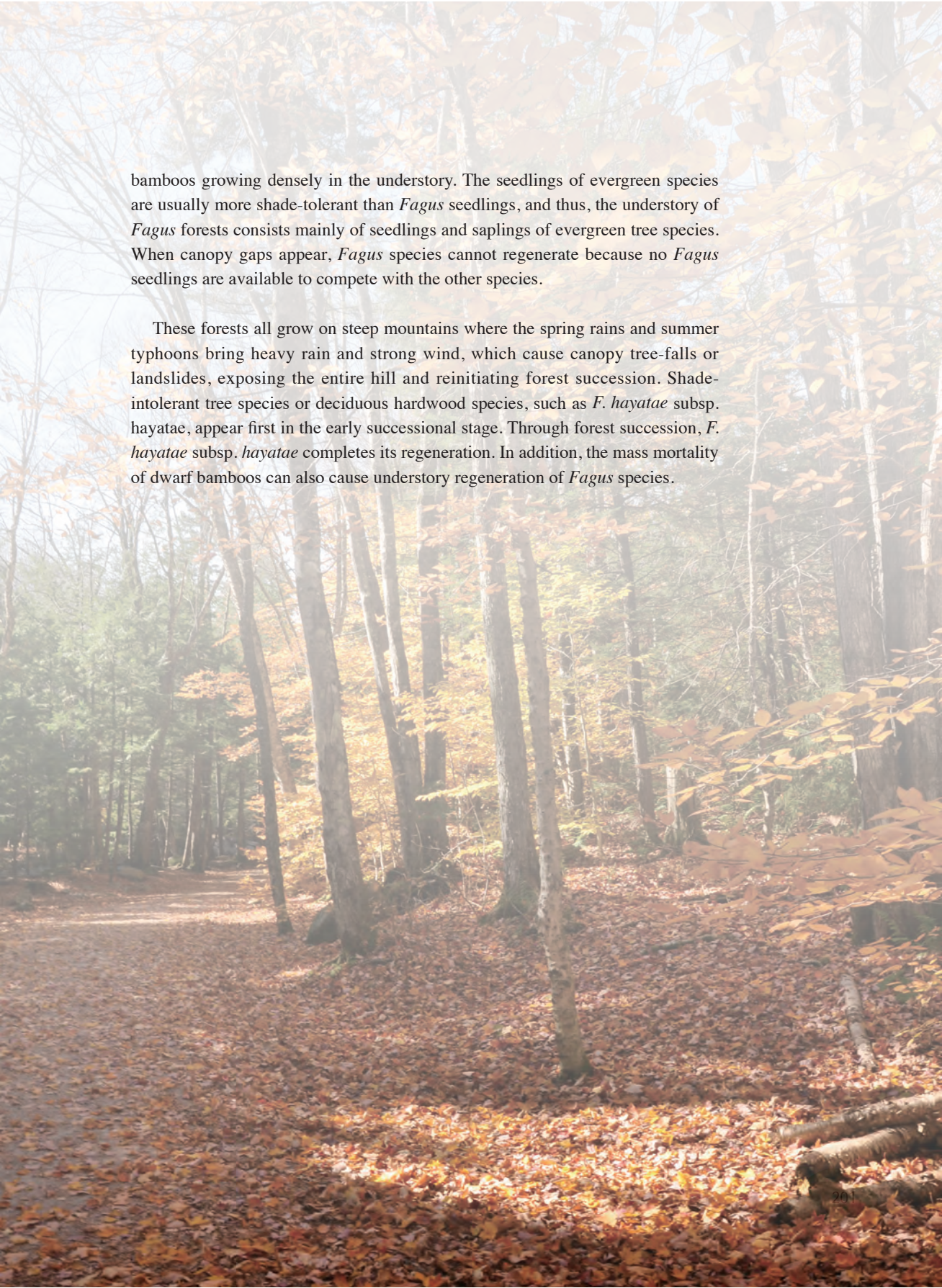
In America, *Fagus* forests are a mixture of *F. grandifolia* and other deciduous or evergreen hardwood species, which co-dominate the upper, middle, and lower layers. Forest regeneration relies on gaps created by tree-falls.

In eastern Asian regions, such as Japan, China, and Taiwan, dwarf bamboos often form the dense understory of the forests. Dwarf bamboos flower once for their lifetime. After flowering, the whole understory of bamboos dies, and within a few years, the seeds of dwarf bamboos germinate and grow into another dense understory. The species of dwarf bamboos are quite diverse, such as *Yushania niitakayamensis* in Taiwan and the dwarf bamboos of Japan and China. The presence of understory dwarf bamboos can be used to distinguish the physiognomy of *Fagus* forests in eastern Asia from that in Europe and America. (See photographs, p.48 above, 50).

The *Fagus* forests of Japan are dominated by *F. crenata*, which sometimes forms pure forests dominating both the upper and lower layers. Within the western wind zone, heavy snows blow in from the Asian continent in the winter, sometimes accumulating to a depth of 1–4 m, which gives snow-tolerant *Fagus* seedlings or saplings the competitive advantage over dwarf bamboos. In some areas, landslides and other disturbances can also suppress the growth of dwarf bamboos. In addition, the massive mortality of dwarf bamboos can facilitate the regeneration of *Fagus* species in the understory. The average interval of a bumper crop is 5 years for *Fagus* species. Therefore, the bumper crop has to occur in the years of major disturbances (heavy snow or landslide), or within several years of a mass mortality of dwarf bamboos, to facilitate the germination and regeneration of *Fagus* species in the understory.

Succession In southern China, southern Japan, and Taiwan, *Fagus* species often mix with many other evergreen trees or deciduous hardwoods, with dwarf





bamboos growing densely in the understory. The seedlings of evergreen species are usually more shade-tolerant than *Fagus* seedlings, and thus, the understory of *Fagus* forests consists mainly of seedlings and saplings of evergreen tree species. When canopy gaps appear, *Fagus* species cannot regenerate because no *Fagus* seedlings are available to compete with the other species.

These forests all grow on steep mountains where the spring rains and summer typhoons bring heavy rain and strong wind, which cause canopy tree-falls or landslides, exposing the entire hill and reinitiating forest succession. Shade-intolerant tree species or deciduous hardwood species, such as *F. hayatae* subsp. *hayatae*, appear first in the early successional stage. Through forest succession, *F. hayatae* subsp. *hayatae* completes its regeneration. In addition, the mass mortality of dwarf bamboos can also cause understory regeneration of *Fagus* species.



台灣水青岡與水青岡森林

陳子英·邱宗儀·陳品邑／撰文

Taiwan beech and the forest

Tze-Ying Chen / Tsung-Yi Chiu / Pin-Yi Chen

Taiwan beech in the ice age

In most of the Quaternary period, *Fagus* species had a localized distribution in China and were often mixed with other evergreen tree species. In the Pleistocene, *Fagus* species spread to western Fukien in southern China and northern Taiwan. In the Holocene, most *Fagus* species lost their dominance, usually retreating to mountains and ridges.

The Pleistocene Cycles of glacial and interglacial periods started during the Pleistocene several millions ago in the newly formed island of Taiwan, and continuously influenced the habitat dynamics. In the ice periods, a great amount of sea water froze into ice, lowering the sea level and exposing the land. Many shallow seas became land bridges, connecting Taiwan and the neighboring areas in the ice periods. Earlier studies suggested that there were 4–5 ice periods over the 2 million years of the Pleistocene, each of which lasted for several hundred thousand years. In the ice period, many species used the land bridges to migrate between the continent and the surrounding islands (See figure, p.53). For example, *Chamaecyparis* spp., *Michelia compressa*, and *Trochodendron aralioides* came to Taiwan from Japan and Ryukyu from the north, while *Ficus* spp. and other tropical plants came from southern Asia. However, more species such as *Sassafras randaiense*, *Taiwania cryptomerioides*, *Cunninghamia konishii*, and *Calocedrus macrolepis* var. *formosana* crossed the Taiwan Strait via the land bridge from China into Taiwan. *Fagus hayatae* probably also entered Taiwan during the ice period.

According to studies of pollens within deposits by Ping-Mei Liew and Chung-Fu Shen, Taiwan beech was distributed in the lowlands of central Taiwan and the paleolake area (300 m a.s.l.) near Shuanlianpi in Yuanshan of northeastern Taiwan 200,000 years ago. At that time, the pollens of two more *Fagus* species were also found in central Taiwan. Compared with the flora in the geological history of Ryukyu, Taiwan beech presumably already existed 400,000 years ago.



The *Fagus* species were presumed to have come to Taiwan via the land bridges during the ongoing ice period or even earlier, and they become dominant in the plant communities. Beech species had a wider distribution back then, ranging from northern to central Taiwan and from the lowland to the low elevation of several hundred meters above sea level.

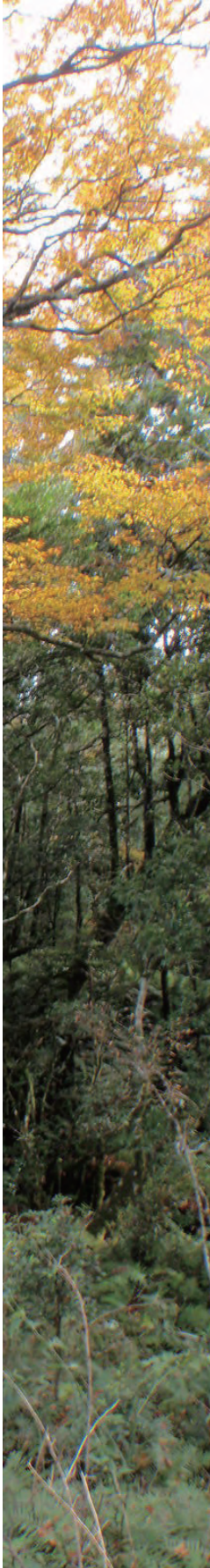
The Holocene In the interglacial stage, 10,000 years after the beginning of the Holocene, the earth became warmer, driving the *Fagus* species of Europe, America, and Japan migrating northward for several 100 to 1,000 km from the small refuges in the south, where *Fagus* species are the dominants in the plant communities in today's Europe, eastern USA, and Honshu of Japan. In Taiwan and China, *Fagus* species retreated to mid- and low-altitude mountains during this warming period. In Taiwan, *Fagus* species moved upward from several 100 m to 1,300–2,000 m. Yuanshan, the place of pollen discovery, is merely 6 km away from the eastern peak of Ayushan (1,420 m a.s.l.), where *F. hayatae* has survived until today, but the altitudinal difference between the 2 locations is >1,000 m (See figure, p.55).

These findings show that Taiwan beech is a receded species of the interglacial stage. Climate change caused the upward migration of the entire population, which then stopped around the ridges and became a relic of its previously widespread self due to its low adaptability. Taiwan beech witnessed the global climate changes, making it an excellent indicator for monitoring climate change.

Distribution and characteristics of *Fagus hayatae*

There are 10 species of *Fagus* in the world, all of which are distributed in the northern hemisphere. Taiwan beech is distributed at the southern border of all *Fagus* species. Evidence of underground pollens shows that Taiwan beech used to be also distributed in the lower-altitude area of northern Taiwan. However, the glacial recession moved Taiwan beech further upward, restricting its distribution to several mountain tops and ridges in northern Taiwan.

Plant distribution is generally influenced by regional temperature, precipitation, topography, and soil. Profess Horng-Jye Su used the difference in the precipitation between winter and summer to classify the forests of Taiwan



into the following different geographic-climatic zones: northeastern (the most humid), mid-western, northwestern, eastern, and southwestern (the driest). In the northeastern zone of Taiwan, the northeastern monsoon brings a great amount of rainfall in the winter (See figure, p.57), resulting in hovering clouds and fog year-round at elevations of 1,500–2,000 m and even several days of snow. Taiwan beech grows in the areas of such clouds and fogs, suggesting the importance of temperature and humidity to its distribution.

In Taiwan, there are two large populations of Taiwan beech, one from Takaishan to Lalashan (175 ha), the other from Tongshan (east of Cuifeng Lake) to Lupishan (1,155 ha). In addition, other smaller, scattered populations are located atop Niaozuishan, the west peak of Ayushan, Dabaishan, and Lankanshan. Among these, the population of Dabaishan is the largest (35 ha), and each of the other populations covers < 10 ha (See figure, p.22).

The entire geographic distribution of Taiwan beech clearly shows that it has a highly discontinuous distribution that is often separated into several isolated regional populations. On these small mountain tops, winter clouds and fogs are denser, summer foggy rain is heavier, and the temperature is presumably lower than the other mountains. These mountains may have conserved the survived populations of Taiwan beech receding upward at the ends of the past glacial stages.

In China, several surviving populations of *F. hayatae* subsp. *pashanica* have been discovered in Micangshan of the Dabashan range (second largest population), Seven Sisters Mountain (70 ha), Shennongjia, Qingliangfeng of Zhejiang, and Gansu. *Fagus hayatae* subsp. *pashanica* is distributed in mid-altitude area, and the populations are clearly small with great regeneration difficulty. Moreover, the trees are felled in some areas to provide materials for coal or floor planks, threatening the population (See photograph, p.54).

Companion species in the Beech forest

In the mid-altitude cloud forests of Taiwan, also called prevailing cloud zones, clouds and fogs hover year-round, and the high humidity and low temperature favor the growth of mosses and fungi that cover the fallen logs and snags.

There are several other tree species growing with *Fagus* in *Fagus* forests. These tree species differ in their dominance (the percentage of basal area) and height, and thus increase overall species richness and structure complexity.

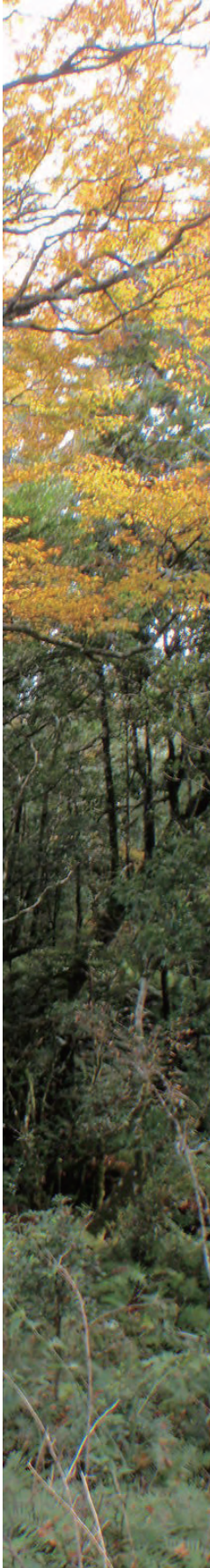
In the forests of *F. hayatae*, the major companion species include *Symplocos arisanensis*, *N. acuminatissima*, *Eurya crenatifolia*, *Illicium anisatum*, *Trochodendron aralioides*, *Lithocarpus hancei* var. *ternaticupula*, and *Litsea elongata* var. *mushaensis* (See table, p.63), all of which together construct the complex communities of Taiwan beech. These species have different maximum heights that fit into different layers. The overstory consists of Taiwan beech (up to 20 m) and *Trochodendron aralioides*, the middle layer consists *Illicium anisatum*, *Lithocarpus hancei* var. *ternaticupula*, and *Litsea elongata* var. *mushaensis*, with adults averaging 10–15 m, and the understory consists *Symplocos arisanensis* and *N. acuminatissima*, with adults averaging 5–10 m.

Differences and similarities in the species composition of different areas

Taiwan beech is distributed in other areas such as the ridges of Chatianshan (1,500–2,100 m), Ayushan (1,419 m), Lupishan (1,666 m), Lankanshan (1,369 m), and Dabaishan (1,477 m). The forests of Taiwan beech differ in species composition among different areas. It also means different ecologies among different areas. However, they also share some common species, mainly evergreen hardwood species, along with some coniferous species and deciduous hardwood species.

Taiwan beech is certainly the main species of the *Fagus* forest, which can be divided into the canopy and understory based on tree height. There are some common species across different areas: *Rhododendron pseudochrysanthum*, *Rhododendron formosanum*, *Chamaecyparis formosensis*, *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*, *Cleyera japonica*, and *Viburnum erosum* are located on higher-altitude Chatianshan and Tongshan, while *Viburnum formosanum*, *Pyrenaria shinkoensis*, and *Litsea acuminata* are located on lower-altitude Ayushan and Lupishan (See tables, p.63,68).

These various species add composition and structural diversity to the *Fagus* forests, create habitats and food sources for various animals including insects, and increase species diversity to the forest ecosystem.



Taiwan beech forest composition

In subtropical Taiwan, the Taiwan beech forest is a rare relic of the summer-green community. With Taiwan beech as the dominant species, the forest has simple physiognomy in which the overstory is mainly deciduous Taiwan beech, and the understory and companion species are largely evergreen hardwood species.

In other countries, the Floristic Classification system uses companion species to name plant communities. In this system, the companion species adapting to different environments are used as the identification species for naming plant communities. As the basis for classification, the companion species and ground-layer plants also reflect the differences in Taiwan beech forests. By classifying Taiwan beech forests, we can further examine the structural differences of Taiwan beech communities and the ecological differences in their geographic, elevation, and topography scale (See table, p.72).

Plant communities can reflect the local environmental characteristics and geographic changes. The beech forests of Taiwan belong to the southern beech forests of the world. These *Fagus* forests consist of canopies that are dominated by deciduous Taiwan beech and accompanied by evergreen species of Fagaceae, Lauraceae, Trochodendraceae, and Magnoliaceae, understories that contain common warm-temperate species such as Theaceae, Symplocaceae, Aquifoliaceae, Lauraceae, and Elaeocarpaceae, and ground layers that are dominated by *Y. niitakayamensis*, whose dense growth makes beech seedling regeneration difficult. This type of plant community shares physiognomy and composition with the *Fagus* forests in southern Japan and China.

Taiwan beech forests in the upper *Quercus* zone In Taiwan, the distribution of Taiwan beech is in the range of 1,300–2,000 m. The major population is located on Takaishan and Lalashan of the Central Mountain Range, and the other large population is located on Tongshan and Xiatongshan of the Syueshan Mountain Range. These two largest populations of Taiwan beech are situated at the upper *Quercus* Zone (See figure, p.58) with elevations of 1,500–1,900 m, where the northeastern monsoon brings a great amount of rainfall every

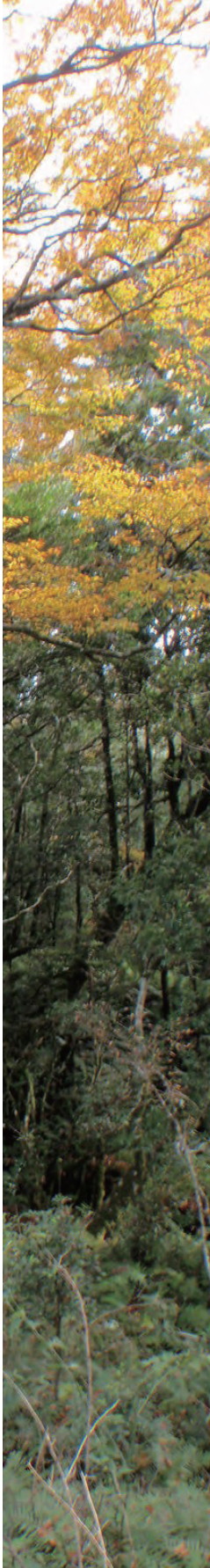
year, and the temperature can drop to the point of snowfall.

These two large populations can be subdivided into two types. The first type, which is mainly distributed in the Beichatianshan and Tongshan areas, is the plant community dominated by Taiwan beech, with an overstory similar to the vegetation in eastern Asia. The major constituents include many mid-altitude species such as *Pasania hancei* var. *ternaticupula*, *Trochodendron aralioides*, and *Quercus sessilifolia*, as well as some deciduous species such as *Ulmus uyematsui*, *Alnus formosana*, and *Acer palmatum*. However, *Betula* spp., deciduous *Quercus* spp., and *Acer* spp.—the common species in the temperate area—are either non-existent or greatly reduced in number.

The second type, which is mainly distributed on the top and the ridge of Lalashan (1,814–1,950 m), is the uppermost *Quercus* zone, in which the occasional occurrence of *F. hayatae*, *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*, and *Tsuga chinensis* forms a mixed forest. The latter 2 species are the major species of this forest type.

Taiwan beech forests in the lower *Quercus* zone In addition to the 2 largest populations of Taiwan beech mentioned above, the other smaller populations, each covering < 40 ha, are in the lower *Quercus* zone of low-altitude Niaoziushan and Dabaishan, and Lankanshan or the western peak of Ayushan (1,300–1,600 m), where foggy rain falls in the summer and occasional snowfall occurs in the winter.

These plant communities vary greatly in species composition, with species mainly from low elevations, including *Michelia compressa*, *Cinnamomum randaiense*, *Lithocarpus kawakamii*, and *Fatsia polycarpa* at the northern shore of the Lanyang River (Niaoziushan and Ayushan) and *Lithocarpus konishii* at the southern shore of the Lanyang river (Dabaishan and Lankanshan). The species composition suggests that these small populations are mostly situated around the low-altitude margin of Taiwan beech forest distribution. These sensitive vegetation types would be affected first by the climate changes, and thus can serve as an indicator for monitoring Taiwan beech forest dynamics.



***Yushania niitakayamensis* — the strong competitor**


Although mature beech trees can be very tall, the seedlings struggle before reaching maturity because the thick growth of *Y. niitakayamensis* fills most growing space in the understory of Taiwan beech forests, shading other plant species underneath, and their rhizomes also suppress the root growth of other plants. *Yushania niitakayamensis* is so widespread in the forest that almost no growing space is left for other plants.

The growth of *Y. niitakayamensis* begins with underground rhizomes, which this bamboo species uses to expand its territory. The rhizomes extend in the soil and produce a new shoot once they reach a certain point. New shoots (culms) grow in thickets with connecting bases. Using asexual reproduction, *Y. niitakayamensis* can expand very rapidly. However, some short herbaceous species, including *Plagiogyria formosana*, *Dryopteris sparsa*, *Acrophorus stipellatus*, and *Oxalis acetosella* subsp. *griffithii*, still manage to grow underneath the *Y. niitakayamensis* thickets (See photographs and table, p.78-81).

In addition, seedlings of woody species have the potential to grow into adult trees, including *Camellia brevistyla*, *Viburnum sympodiale*, *Daphniphyllum himalaense* subsp. *macropodum*, and *N. acuminatissima*. In contrast, *F. hayatae* seedlings are rarely found, suggesting the difficulty of natural regeneration in the forest.

The experiment of the understory seedlings To investigate the effects of *Y. niitakayamensis* and canopy gaps on understory seedlings, the sites cleared of *Y. niitakayamensis* in the presence or absence of canopy gaps were compared to sites with intact *Y. niitakayamensis*. There are 4 treatments in the experiment: (1) with canopy gaps and *Y. niitakayamensis* cleared; (2) without canopy gaps and *Y. niitakayamensis* cleared; (3) with canopy gaps and *Y. niitakayamensis* intact; and (4) without canopy gaps and *Y. niitakayamensis* intact.

The results show that the seedlings of *Symplocos arisanensis* and *N. acuminatissima* had the greatest numbers regardless of the environments. *Viburnum furcatum* and *Trochodendron aralioides* clearly preferred the sites cleared of *Y. niitakayamensis*. Removing *Y. niitakayamensis* evidently encouraged the germination of these 2 species.

A photograph of a forest path. A large, thick tree trunk with a mottled, greyish-brown bark is the central focus, leaning slightly to the right. The path is a narrow dirt trail covered with fallen leaves and twigs, leading into the distance. The forest is dense with trees, some with green leaves and others with bare branches, suggesting a transition in seasons. The lighting is soft and diffused, typical of an overcast day in a forest.

The presence or absence of canopy gaps had little effect on the seedlings. It is possible that in the Taiwan beech forest, only smaller gaps are formed by broken trunks or dead tops instead of larger gaps consisting of uprooted trees. The quantity of the incident radiation is not very different in small gaps and under relatively closed canopies.

Phenology and natural regeneration of Taiwan beech

Shu-Tzong Lin / Zhi-Bin Wu

Taiwan beech is a deciduous tree displaying the phenology of sprouting, flowering, fruiting, and leaf-shedding according to the seasonal changes. Based on investigated results, only a few *F. hayatae* seedlings were found in Taiwan beech forests, a phenomenon affecting forest regeneration. The trend of habitat shrinkage shows that the Taiwan beech forest is struggling with its survival. Natural forest regeneration depends on all stages of the plant life cycle, including germination, development, and reproduction. From the reproduction to germination stages, development and differentiation of buds, flowering and pollination, seed vitality, germination, and seedling establishment all influence forest regeneration ability.

Phenology is a temporal pattern of plant development and growth. Photoperiod, temperature, and moisture are the most important environmental factors affecting the plant life cycle. Photoperiod length is related to seasonal changes, aspect, and slope. Temperature varies along with altitudinal and latitudinal gradients. Moisture is affected by seasonality, topographical constraints, and other local factors. For these reasons, the same tree species could start its growth and reproduction either earlier or later. Therefore, an investigation of plant phenology shows not only periodicity in genetic and physiological characteristics but also changes in climate and environment.

Phenology of Taiwan beech

The beech tree (*Fagus*) has a phenology of sprouting, shedding leaves as well as flowering and fruiting with time. Buds, leaves, and propagules are important phenological features. New buds of Taiwan beech are initiated in March and April, while leaves unfold and flowers appear in next March and April. It has mixed buds containing both embryonic leaves and flowers or embryonic leaves

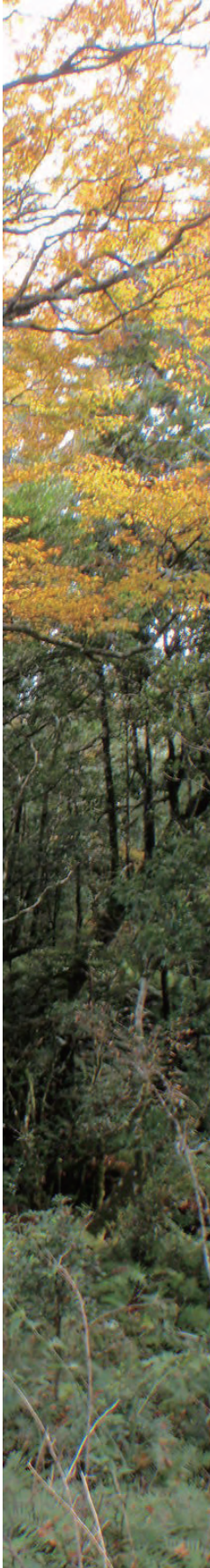
only. Its leaves have an 8-month lifespan. They are emerald at the beginning, then turn yellow, and fall off at the end of autumn to reduce water and energy losses for the following growth and reproduction stages. The flowering period lasts 2–3 weeks. Its pistillate flowers develop into fruits and fall off about 4 months after fertilization, and seeding in autumn as acorns mature (See figure, p.85).

The Taiwan beech does not bear fruit every year; rather, it has synchronous flowering and fruiting every 4–6 years depending on climate, environmental conditions, and nutrient resources. In seeding period, the high rate of empty grain and frequent seed consumption by insects and animals influence the seed germination rate and seedling recruitment. A seeding peak occurs in September and October. The seeds of the Taiwan beech exhibit dormancy. After the seeds fall on the ground, they cannot germinate until they have endured a period of low temperature.

The fleshy seedling of Taiwan beech starts as its cotyledons fall off 2 weeks after the seeds germination. The seedlings are often found surrounding parent trees. Seedlings are vulnerable when occurring in April and May. Even though the Taiwan beech produces a large number of seeds in its mast years, the survival rate of seedlings is still low due to the dense dwarf bamboo understory in the Taiwan beech forests.

Development of Taiwan beech buds

The buds of the Taiwan beech are alternate on the branches (See photograph, P87 bottom). The terminal and lateral buds are distinguishable. Each is covered with 20–24 imbricate scales. The scars left behind on the branches as the bud scales are shed are 0.3–0.5 cm long. In the mast years, most buds are mixed buds containing embryonic leaves and flowers. However, in the lean years, it has vegetative buds that contain only leaves. The bud primordia of Taiwan beech are initiated in the early spring in March (See photograph, p.87 above). The buds are covered with scales for protection against damage and desiccation. The number of bud scales increases constantly toward November. There are few morphological changes at the early stage of bud development. The buds are small in the early spring, elongate in the early summer (June), and differentiate into leaf buds or flower buds in July. During differentiation, the leaf buds elongate into an



elliptic-acute shape, and the flower buds develop into a spindle shape. The buds are dormant from November to January, and then start to specialize into flower buds when Taiwan beech trees reach maturity. The bases of the buds develop into male inflorescences, whereas the apices develop into female inflorescences. The male flowers occur earlier than do the female ones.

Development of Taiwan beech leaves

The leaf buds of Taiwan beech burst open and start expanding leaves in mid-March. Young leaves are covered with white hairs (See photograph, p.88 bottom) in the early stage, and become darker in color, harder in texture, and then reach maturity in mid-June. At the end of August, the leaves turn yellow. The chlorophyll breaks down before the leaves fall off; consequently, the leaves turn yellowish-brown and then fall off in mid-November. This leaf life cycle is about completed in 240 days. The chlorophyll contents peak 1.5 months after the leaves mature that display the most active stage of the photosynthesis reaction. As leaves age, the chlorophyll contents decrease and the leaves turn yellow, senesce and wilt before finally falling off (See photographs, p.90).

Frost events can damage embryonic buds of the Taiwan beech during its flowering and leafing stages in early March. Subsequently, the leaf buds sprouting in May would not develop well. Galls are frequently found on young leaves, and larvae of butterflies or moths (or caterpillars) are also commonly observed chewing up mature leaves.

Flowering and fruiting of the Taiwan beech

The flower bud of Taiwan beech is a mixed bud that contains male inflorescences, leaves, and female flowers in order from the base to the apex of the bud (See photograph, p.91). The flower buds expand in early February and continually blossom in late February. The male inflorescences bloom first, then the leaves open, and finally the female flowers appear. During this period, most scales on the flower buds fall off, except for a few inner ones. The beech pollen grains on the anthers of the stamens are dispersed by the wind for 3 weeks, a phenomenon called anemophily. This pollination normally lasts for a week. In

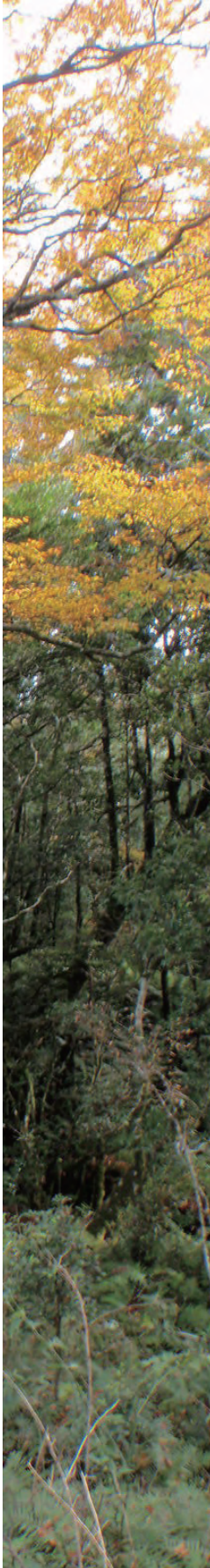
early April, the involucre of the pistillate flowers split to expose the styles. The stigmata then secrete a sticky substance that traps pollen grains. Soon after fertilization, the staminate flowers quickly wither and dry out, and the ovaries start to develop into fruits (See photographs, p.92). During the blooming stage, late frost event can injure young flowers and leaves.

Staminate flowers continually fall off 2–3 weeks after blooming, while the pistillate flowers develop into fruits. The sizes and weights of the fruits continually increase from April until the end of May, and no further morphological changes in the fruits occur until the end of June. A few acorns drop in the meantime, but most of them are empty, immature, or damaged by insects. Until August, while acorns develop, the seeds continue to increase in weight but lower water content at maturity. The acorns change from light green to brown, and their apices protrude beyond the cupules, which split upon maturity. The seed rain occurs mainly in September and October, and the seeds are sound and well developed. The seeds are dispersed for approximately 5 months, but the number of seeds decreases to scarcity after November.

Taiwan beech trees growing on the ridgelines usually receive plenty of sunlight and appear to have more abundant flowers. The seed production of beech trees may be influenced by fertilization effectiveness, climatic factors such as strong winds (typhoons), and biological factors such as predation. Squirrels, birds, and insects in Taiwan beech forests also affect the seed yield by seed consumption. Leaf roller moths lay eggs in the female flowers. After hatching, the larvae consume the cotyledons and embryos and reduce the seed viability, even causing death. The beech trees are pollinated by the wind. However, high moisture content and rich rainfall, in the beech habitats can severely influence the efficiency of pollen dispersal and fruiting.

Natural regeneration of Taiwan beech

The distribution range of the Taiwan beech has shifted both northward and upward since the last ice age. This species now survives as isolated populations in a few mountain ridges and peaks in northern Taiwan, and may become extinct as habitat areas diminish due to further global warming. The success of natural regeneration depends on the species' ability to survive over the life cycle,

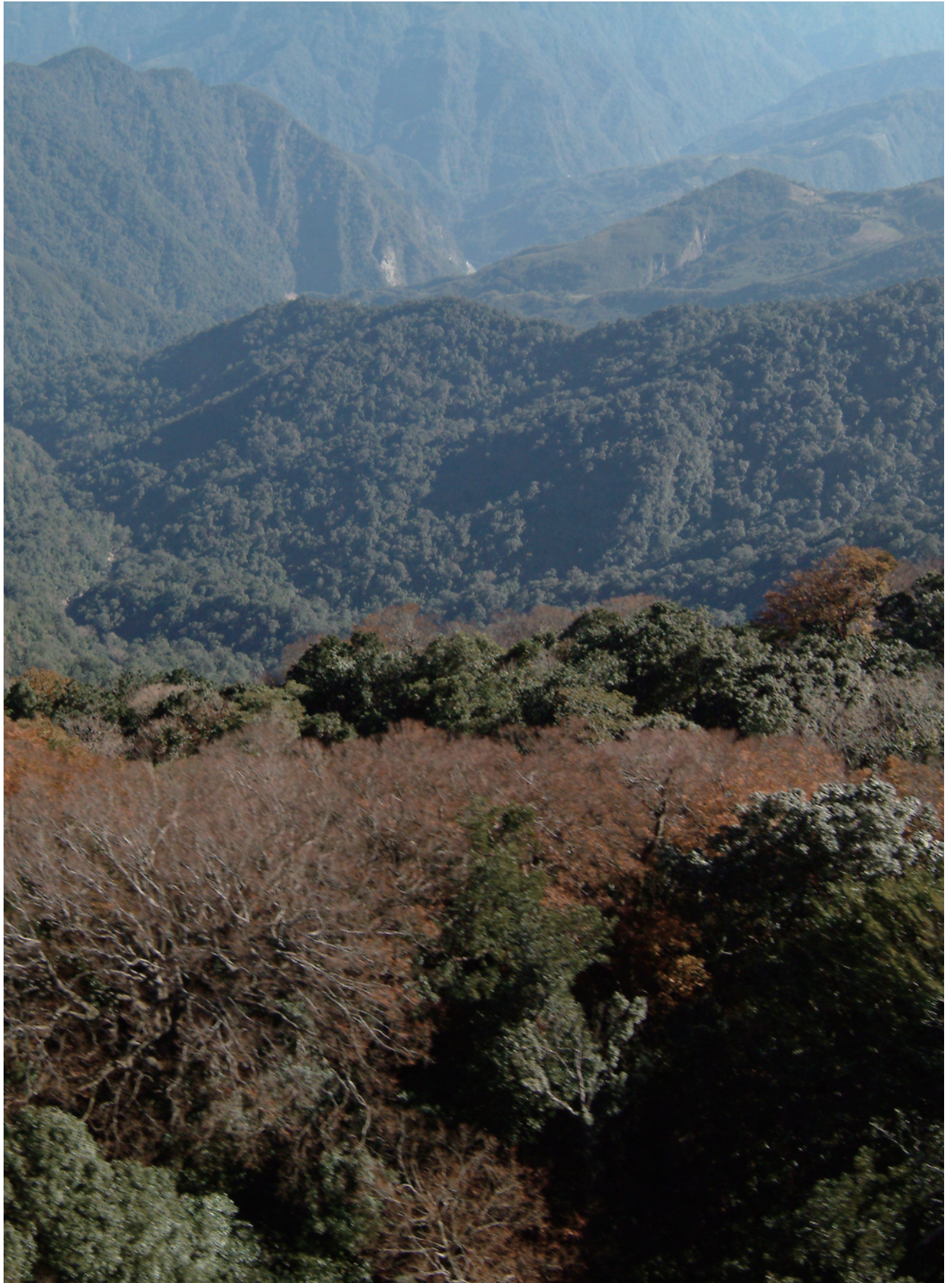


including seed germination, development, and reproduction. Seeding regeneration means the stages of reproduction and germination to seedlings.

The annual production of fruits and seeds by Taiwan beech is highly variable, and the occurrence of masting is related to climatic conditions and nutrient resources. The full bearing of Taiwan beech has been observed to occur every 4–6 years. In addition to the consumption losses by rodents and insects, some seeds are underdeveloped and empty, resulting in a low germination capacity. Therefore, Taiwan beech forest regeneration may depend on the seed supply of masting year.

The seeds do not germinate right after falling off; rather, they become as soil seed bank. The habitats of Taiwan beech are located in the cloud forest zone in northeastern Taiwan, where there is a regular winter rainfall, the soil surface is often frosted over when cold current approaches in winter and early spring. Therefore, the seeds are in a habitat with low temperature and high moisture. Although the chill of winter helps to break seed dormancy, the humidity may accelerate the loss of seed viability loss. The seeds will either germinate or die within 6 months after seeding. Seed germination is not sensitive to light, but is sensitive to temperature and humidity. Upon germination, the radicle emerges from the pericarp 1–2 months after the seed falls off, and the root system slowly grows at the same time. Seeds of Taiwan beech are epigeal germination type (the cotyledons emerge from the ground after germination). In the spring, as the weather becomes warmer, the cotyledons expand and split in half, and become green and photosynthetic. The cotyledons fall off after about 1 month. The first true leaves appear as a pair 1 week after the cotyledon expands. In the early stage of development, young leaves are covered with white pubescence for 1 month.

The seedlings occur in March and April and are vulnerable, rarely surviving under low light conditions. In beech forests, the understory is often densely covered with dwarf bamboo; therefore, the light availability is low for seedling growth. As such, the survival and growth of Taiwan beech seedlings is much better on open sites than within dwarf bamboo understory.





台灣水青岡種實的發芽、
儲藏與育苗

楊正釗／撰文

Germination, seed storage, and seedling establishment of Taiwan beech

Jeng-Chuann Yang

Taiwan beech is currently 1 of 5 legal, precious, and rare species of the Cultural Heritage Preservation Act and the only broad-leaved tree among them. Because of the limited distribution of the population, the Council of Agriculture of Taiwan reinforces the conservation of this vulnerable species. This chapter introduces the storage behavior as well as the germination conditions and methods of Taiwan beech for future reference of its restoration and offers definite suggestions for *ex situ* or *in situ* conservation of this species.

Seed maturation of Taiwan beech

The fruit maturation period of Taiwan beech is approximately from the middle of August to the latter half of September. Not all Taiwan beech trees can blossom and bear fruits, even in most years. For example, consider the population of Taiwan beech of the ridge of Tongshan of the Nanao Township, Yilan County, at an elevation of 1,750–1,830 m. This population of Taiwan beech species bears fruit most easily. In the seed years of 2001, 2006, and 2010, the percentages of fruit-bearing mother trees were merely 30%, 35%, and 55%, respectively.

Seed collection and treatment of Taiwan beech

To produce seeds with good quality, exact fruit collection timing must first be known, and the chosen time should be during the period of seed maturation and indehiscent fruits. However, in terms of harvest quantity, the optimum collection time is when 10–20% of the fruits split open to reveal brown nuts. Although Taiwan beech seed collection at this time would cause both mature and dehiscent seeds to scatter, doing so ensures a greater proportion of mature seeds.

The collected mature fruits with branches and leaves were dried indoors to efficiently extract seeds. After 1–2 days of drying, the fruits split open. The high rate of empty Taiwan beech seeds was improved by soaking in 95% alcohol to extract the seeds. Filled seeds were obtained by winnowing and blowing. The seed blower used blowing and gravity to separate filled Taiwan beech seeds from the empty seeds and debris.

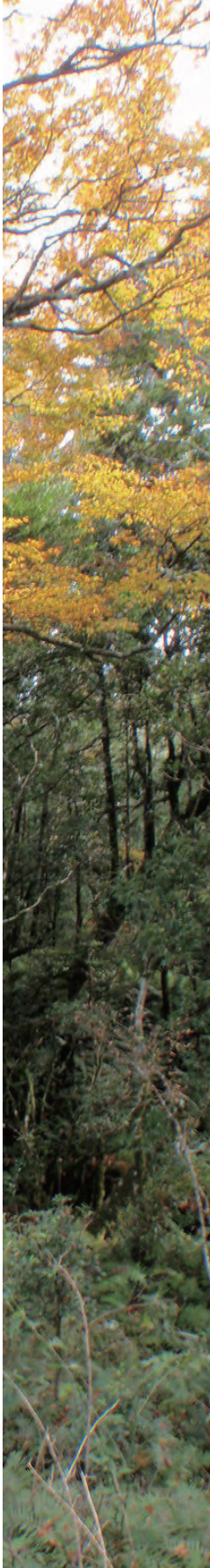
Seed characteristics of Taiwan beech

The Taiwan beech seeds collected from Tongshan of Nanao Township, Yilan County, in 2006 had several interesting characteristics. There was an interval of 10 days between the 2 collected seed lots, both of which had very high percentages of empty seeds. The percentage of filled seeds of seed lot 1 was 11.29%, while that of seed lot 2 was much lower at 4.06%. The total percentage of filled seeds was merely 6.64%. The seed size of seed lot 1 was obviously smaller than that of seed lot 2. The total number of the 2 seed lots was an average of 12,220 seeds per liter, and the thousand-seed-weight was approximately 33.6 grams (See table, p.100).

The last fruit-bearing year of the population of Tongshan in the past year was in 2010, and the number of mother trees of that year bearing massive fruits was much more than that in 2006. However, the percentage of empty seeds of each individual was also high, and the difference was very significant. The percentage of filled seeds of different individuals was 0.3–37.8%, and the average was 19.7%, a figure that was much higher than that in 2006 (6.64%). In other words, the rate of pollination in 2010 was better, which may be associated with the activities of insects as pollen vectors. Still, the insect activities were closely related to climate regime. We infer that poor spring rain in 2010 caused greater numbers of pollination opportunities. The huge difference in the seed size of Taiwan beech individuals occurred again in 2010. The recorded seed number per liter was 8,050–11,588.

Dormancy and germination of Taiwan beech seeds

Taiwan beech seeds have characteristic deep dormancy. The germination of



this species is not easy after sowing. For example, consider the seeds collected in 2006. The germination percentage of the fresh mature seeds was 10.7% after 12 weeks, whereas the mean germination time was as high as 54.4 days. The seeds were incubated at the fluctuating temperatures of 30/20°C (day/night) with 8 hours of light (50–80 $\mu\text{E s}^{-1}\text{m}^{-2}$). The seeds irregularly germinated at 4–12 weeks. Even when the germination duration extended to 36 weeks, the germination percentage was still only 24.7%. However, after we cut the ungerminated seeds open, we found that most of the seeds were healthy, meaning that they were still dormant.

Low-temperature stratification Low-temperature stratification is an efficient strategy for breaking Taiwan beech seed dormancy. After pretreatment of 2-month stratification at 4°C, the germination percentage of the seeds collected in 2006 was 61.3%, a significant increase in germination compared to seeds that were not pretreated (10.7%). In fact, the seeds had completely germinated within 4 weeks. After the 12-week germination duration, the ungerminated seeds were cut open and were found to have deteriorated. Consequently, the fresh Taiwan beech seeds completely lost dormancy after 2-month stratification at 4°C (See figure, p.101).

Low-temperature stratification both increased the germination percentage and enhanced the germination speed. The mean germination time of the seeds undergoing 2-month stratification was 15.7 days, a significant decrease compared to the seeds that did not undergo pretreatment (54.4 days) (See figure, p.102).

Taiwan beech seeds growing in the subtropical zone had deep dormancy, similar to those in the temperate region. Two-month stratification at 4°C effectively broke the dormancy of the Taiwan beech seeds. Similarly, *Fagus sylvatica* L. seeds required at least 28 days of stratification at 3–5°C to break dormancy. *Fagus grandifolia* Ehrh. seeds, however, required 3 months of low-temperature stratification to break dormancy.

Seed storage of Taiwan beech

Categories of seed storage behavior Mature seeds are divided into 3 categories according to the degree of desiccation tolerance: orthodox, recalcitrant, and intermediate. Orthodox seeds are tolerant of desiccation and maintain their

viability when the seed moisture content decreases to 5%. Storage longevity of such orthodox seeds is prolonged as storage temperature and seed moisture content decrease. In contrast, recalcitrant seeds are extremely intolerant of desiccation, and when they are dried to <12–31% moisture content, their viability declines with drying duration. Some findings show that seeds such as coffee and oil palm are neither orthodox nor recalcitrant; rather, they are classified as intermediate. Moderate desiccation tolerance is typical of intermediate seeds; for example, they can often survive dehydration to 6–10% moisture content without losing viability. Nevertheless, intermediate seeds are sensitive to low temperatures; in general, intermediate seed storage at subzero temperatures would severely damage viability, so seeds should be stored at higher temperatures (5–15°C) to ensure longevity.

Seed storage behavior of Taiwan beech The Taiwan beech seeds collected in 2006 were stored for 0–36 months, and different seed moisture contents and storage temperatures were applied to elucidate the influences of each on the germination percentage. We found that Taiwan beech seeds can tolerate desiccation and that most seeds survived when dried to 6% moisture content. Taiwan beech seeds showed similar desiccation tolerance to that of orthodox seeds, but their viability sharply decreased with moisture content reduction, a finding that differed from that in orthodox seeds. Moreover, Taiwan beech seeds with different moisture contents were intolerant of subzero temperature storage, and the germination percentage significantly decreased after 36 months. This characteristic is indeed different from that of orthodox seeds. In addition, seeds with lower (2%) or higher (13.4%) moisture content suffer from altered viability. Therefore, the Taiwan beech seeds were confirmed as intermediates (See figure, p.108).

Seed storage behaviors of *F. hayatae*, *F. sylvatica*, and *Fagus crenata* were all intermediate, and they had similar desiccation tolerance. The respective optimal storage conditions of *F. sylvatica* and *F. crenata* seeds were at 7.8–11.5% and 7.6–9.5% moisture content, for storage at -10 to -20°C. Seeds stored for 2 years were slightly less viable than fresh seeds. In this study, the optimal storage conditions of Taiwan beech seeds included a moisture content of 6–9% and a temperature of 4°C. After 3 years of storage, the seeds lost 30% of their viability. In terms of intermediate seeds, *F. sylvatica* and Taiwan beech seeds were not only tolerant of desiccation but also insensitive to subzero temperatures. Only



longer storage duration resulted in deteriorated viability. *F. hayatae* seeds with desiccation intolerance were more easily classified as intermediate than were the other 2 species.

Possibility of *ex situ* seed storage conservation

The optimal storage condition of Taiwan beech seeds is desiccation to about 6% moisture content followed by hermetic sealing for storage at 4°C. After 3-year storage in this condition, approximately 70% of the seeds were still viable.

Seeds of Taiwan beech, one of the legal, rare, and precious species that has been granted statutory protection in Taiwan, are of intermediate type, meaning that they are intolerant of long-term storage. As such, supplies of these seeds should be renewed and restored in the seed banks within the next 10 years. Therefore, long-term seed storage of this species is useless when an *ex situ* conservation strategy is adopted. Since its seed storage is difficult, we suggest that Taiwan beech should remain protected.

Seedling establishment of Taiwan beech

Taiwan beech seedlings struggle to grow; in fact, the Taiwan Forestry Research Institute in 2006–2008 found that seedlings have a low survival rate and slow growth. Many seedlings wither because they fail to sprout after winter. The fact that the seedling growth stagnated might be associated with not adjusting to a lowland climate or a lack of symbiotic fungi in the soil. Therefore, approximately 600 seedlings were moved to and cultivated in the Taipingshan Station of the Loudong Forest District Office in 2008, which was close to the original habitat (at an altitude of 950 m). However, the growth stagnation problem did not improve even after the seedlings were moved to bigger basins and better soils in 2010.

The soils collected from locations near the roots of mother trees in Tongshan in 2009 were mixed with planting soils. The purpose was to investigate whether growth stagnation was related to a lack of symbiotic fungi. Our preliminary results showed that the survival rate and the seedling height of the experiment group in which the soils from mother trees were mixed with the planting soils

were not superior to those of the control group after 1.5 years. Consequently, further research on the correlation between symbiotic fungi and seedling growth is being conducted by experts in an attempt to solve the problem of the artificial planting of Taiwan beech.



Animals in the Taiwan beech forest

Yu-Ching Lai / Jean-Jay Mao

A mountain ridge is usually considered poor in biodiversity. However, the Taiwan beech forest is rich in wildlife, and preserves important biological functions. To understand the ecological functions and wildlife species living in the forest, a fauna survey was conducted in 2 of the largest beech forests in Taiwan, the Chatianshan Nature Reserve and the Tongshan area, where the Taiwan beech trail of the National Forest Recreation Area is located. A total of 21 mammalian species, 31 avian species, 6 reptilian species, and 5 amphibian species were recorded. We found that mammals in the Taiwan beech forest are mostly small- to mid-sized species, with muntjac being the most prevalent. Healthy Formosan yellow-throated martens prey on muntjac in Tongshan, while the Small Chinese civet dwells happily in Chatianshan Nature Reserve.

Inventory methods

Surveying the Taiwan beech forest is a challenging task because it is situated in a harsh location where it is always rainy and foggy. To effectively survey animals living in the Taiwan beech forest, the inventory method has to accommodate every major category of activity patterns, including flying, climbing, crawling, or digging. The narrow ridges and steep slopes of the Taiwan beech forest along with the cold, humid, and rainy weather make the task more difficult. The equipments have to sustain harsh weather and provide reliable data. Many techniques have been tried and modified in this survey. Of all the tested survey techniques, camera trapping, small mammal trapping, sound recording, funnel trapping, and cover board method appear to be valid methods for this area.

Research camera traps A research camera trap, also called a trail camera or wildlife camera, is equipped with an infrared sensor that is triggered by heat and movement. These simplified all-weather cameras can acquire multiple images to capture wildlife action when a homeotherm passes by. The camera is mounted on a tree trunk overlooking the wildlife trails at a 45° angle facing downward or

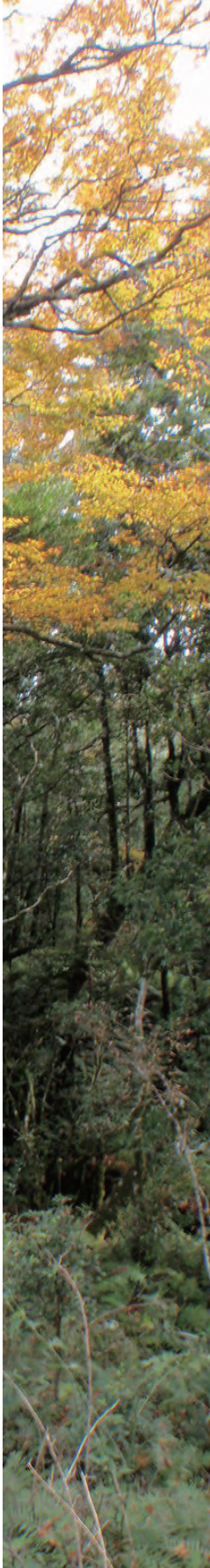
horizontal, depending on the camera features. In this inventory, different types of camera traps (e.g., film and digital, color and black-and-white) and video filming and photographing were used at different locations for different purposes. Filming allows researchers to study animal behavior based on their movements, whereas photographs provide clear steady images of individual animals for identification and assessment (See photograph, p.113 above).

Small mammal trap Although a camera trap can capture images of small mammals, the images are usually incomplete and too small for identification of small mammals due to their small body size and hidden movements. Therefore, the traditional Taiwan mouse trap and Sherman Trap (See photograph, p.113 bottom) are used to capture small mammals, such as rodents and insectivores. A piece of yam is smeared with peanut butter to lure the animal. Each trap is checked twice a day, early in the morning and late in the afternoon, and the animals are released on site after identification.

Sound recorder For nocturnal animals or song birds, a broadband sound recorder is used to record vocal sounds. The broadband sound recorder covers a wide range of audio frequencies and has been modified to connect to dual microphones and an outlet with extra batteries, and contains isolation noise reduction foam. Vocal sounds are recorded in digital format and can be identified automatically or manually. This broadband sound recorder works as a sound trap and allows the researcher to capture vocal records without disturbing the animal.

Funnel trap Reptiles and amphibians do not make noises and have no body heat but are accustomed to following a barrier. A 3-m-long and 30-cm-high fence is used to guide the animals into a modified prawn basket, called “drift-fence funnel trap.” The drift-fence funnel trap is activated once a month and lasts a week (See photograph, p.114 above).

Cover board An artificial cover board can retain solar energy, and hence, it is an additional hiding place for reptiles. Sixteen calcium silicate boards, 30 cm² each, were placed on the beech forest floor where sunlight penetrates. The animals under the board can be identified to complement the reptile species list (See photograph, p.114 bottom).



Mammals in the Taiwan beech forest

The narrow ridges and steep slopes characteristic of the Taiwan beech forest stand restrict the expansion of the ecosystem despite its low disturbances. The ecosystem, hence, does not provide sufficient resources for the larger mammal population, especially carnivores. The mammals recorded include Formosan macaque (*Macaca cyclopis*), Formosan yellow-throated marten (*Martes flavigula chrysofila*), golden weasel (*Mustela sibirica taivana*), Formosan ferret-badger (*Melogale moschata subaurantiaca*), small Chinese civet (*Viverricula indica taivana*), Formosan gem-faced civet (*Paguma larvata taivana*), crab-eating mongoose (*Herpestes urva formosanus*), Formosan wild boar (*Sus scrofa taivanus*), Formosan Reeve's muntjac (*Muntiacus reevesi micrurus*), Formosan sambar (*Rusa unicolor swinhoii*), and Formosan serow (*Capricornis swinhoii*) (See table, p.115). Larger mammals, such as sambar deer and wild boar, are rare. Furthermore, the beech forest is not the major habitat or distribution range of the serow and mongoose; hence, these mammals are less prevalent. Rodents include red-bellied tree squirrel (*Callosciurus erythraeus*), Owston's squirrel (*Dremomys pernyi owstoni*), Formosan striped squirrel (*Tamiops swinhoe formosanus*), Formosan hairy-footed flying squirrel (*Belomys pearsoni kaleensis*), white-faced flying squirrel (*Petaurista alborufus lena*), Formosan white-bellied rat (*Niviventer culturatus*), Formosan field mouse (*Apodemus semotus*), and Formosan black-bellied vole (*Eothenomys melanogaster*) (See table, p.119). Among all the species, the muntjac is the most abundant mammal in the forest, and its population appears to remain stable. The marten is the key carnivore in Tongshan, whereas the weasel plays the same role in Chatianshan. Rodents, such as the Formosan white-bellied rat, which constitute the most stable population in the area, and Owston's squirrel, which climbs, may consume beech seeds and hence affect beech regeneration, although beech seeds are not their primary food source.

Birds in the Taiwan beech forest

There are 30 avian species recorded using broadband sound recorder. Most of them are resident and a few of them are migrants or visitors. Phasianidae such as Swinhoe's pheasant (*Lophura swinhoii*), White-throated hill partridge (*Arborophila crudigularis*), and Chinese bamboo partridge (*Bambusicola*

thoracica sonorivox) are ground dwelling birds and are most popular in the forest. They feed on buds, sprouts, flowers, fruits, and small invertebrates. Owls such as Mountain Scops Owl (*Otus spilocephalus hambroeki*), Brown Hawk Owl (*Ninox scutulata*), Brown Wood Owl (*Strix leptogrammica*) and Tawny Wood Owl (*Strix aluco*) are nocturnal that prey on rats, birds, or small vertebrates.

Reptiles and amphibians in the Taiwan beech forest

The Taiwan beech forests usually locate at elevation 1,500 meters high and higher, therefore, not the major habitat for reptiles and amphibians. The reptiles and amphibians that use the Taiwan beech forests are species that adapt to humid forest ground and have low temperature restrictions. Reptilian species recorded are Chinese green tree viper (*Viridovipera stejnegeri stejnegeri*), Chinese mountain pitviper (*Ovophis monticola makazayazaya*), Formosa odd-scaled snake (*Achalinus formosanus formosanus*), Mountain keelback (*Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri*), mountain wolf snake (*Lycodon ruhstrati ruhstrati*) and Taiwan alpine skink (*Sphenomorphus taiwanensis*) (See table, p.126) and amphibian species include Central Formosan toad (*Bufo bankorensis*), Sauter's brown frog (*Rana sauteri*), Meintin tree frog (*Kurixalus idiootocus*), Moltrecht's green tree frog (*Rhacophorus moltrechti*) and Eiffinger's tree frog (*Kurixalus eiffingeri*) (See table, p.129).



Insect fauna associated with beech forests

Yu-Feng Hsu

Sampling methods

With regard to the insects associated with beech forests, there is little doubt that to date, the most comprehensive investigation has been performed in Japan, where at least 143 leaf-feeding species 35 seed-boring species, and 31 gall-making species insects have been identified from the 2 beech species *Fagus crenata* and *F. japonica*. Many insects species are also associated with beeches in Europe and North America, but most of them are not specialists.

In Taiwan, the insect fauna associated with beeches is still poorly understood. Therefore, an inventory and a survey on the diversity of beech-associated insects should be performed first before further evaluation. Nevertheless, beech forests in Taiwan represent a beech population relict from the previous glacial period and generally regenerate poorly, which discourages destructive sampling methods should be avoided.

Insects using different kinds of tissues or microhabitats were documented separately to establish information on the functional groups of insects associated with Taiwan beech. To confirm their true association with Taiwan beech, samples were brought back to a laboratory and were reared out for identification. As the life history of many beech-feeding insects closely matches the phenology of beech, they are often univoltine with a long diapause period. Such life history makes beech-feeding insects difficult to handle in a laboratory away from their habitats.

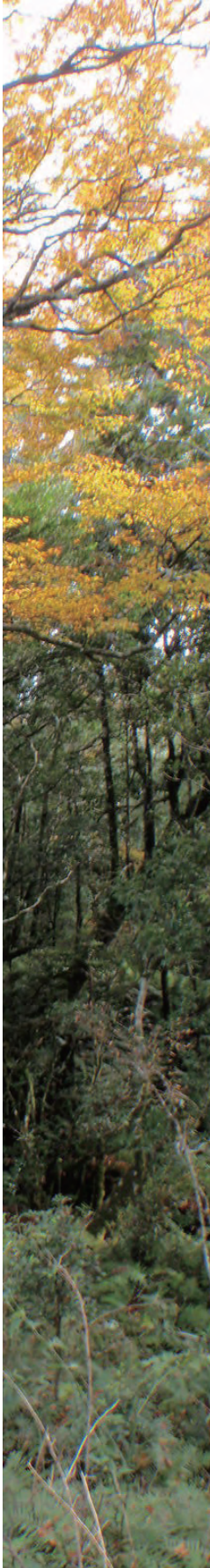
Insect fauna on the beeches of the world

A biogeographer once described a moving plate as a combination of “Noah’s Ark plus Viking funeral ships” because plates carry living organisms on their

surfaces and fossil beds. Fossil evidence indicates that beech forests once covered much more extensive areas in the northern hemisphere than what is seen today. Following dramatic climatic changes during the glacial and interglacial periods, many areas formerly covered by beech forests are no longer suitable for the survival of the cool-climate-loving beech trees, resulting in a widely disjunct distribution of beeches. However, similar to many oak species, beeches are used as host plants by many phytophagous insects. Many insects associated with beech trees possess life cycles that closely match the growing plant tissues they feed upon, and many of them become specialists on beeches. The survival of these insects depends on the continuing existence of beech forests.

The region that hosts the highest species diversity of beech is southern China. It is reasonable to assume that this region would be enriched in the insect fauna associated with beech. Unfortunately, information regarding this fauna is still scanty. Using information available from Europe, Japan, and North America, however, a preliminary comparison of insect fauna diversity can still be performed. Based on the data available in the database of host plants for global butterflies and moths “HOSTS,” it has been established that many phytophagous insects may be found on beech trees in Europe, Japan, and North America. Surprisingly, the proportion of specialists on beeches differs considerably between the 3 regions. Although at least 86 species of lepidopteran insects are known to be capable of feeding on *Fagus grandifolia* in North America, nearly all of them are polyphagous moths, including the notorious forest pest gypsy moth (*Lymantria dispar*). With 46 species documented from *F. sylvatica*, the species richness of beech-feeding phytophagous insects is lower in Europe than in the other two regions, but up to 15% of them are specialist insects on beeches. In contrast, the proportion of beech-associated phytophagous insects in Japan is much higher with 143 species recorded, and approximately 30% of these insects are specialists on beeches. The underlying reason for the remarkable difference in specialist diversity of phytophagous insect fauna between different geographic regions is intriguing. Biogeographic evidence suggests that East Asia was less affected by the last glacial period than were Europe and North America, and this probably resulted in a higher diversity of insects associated with beeches in East Asia (See figures, p.136-137).

Information on the phytophagous insects of the Taiwan beech is still scanty. At least 83 species of phytophagous insects were identified from a 3-year-



long investigation between 2009 and 2011. Of these insects, most species feed on beech leaves. With regard to taxonomic composition, the majority of species found on Taiwan beech were lepidopteran insects. Other insects include weevils, sawflies, and gall-making insects. Because many organs of beech exhibit a seasonal pattern, the life cycles of insects specializing on beech have to accordingly match the phenology of beech.

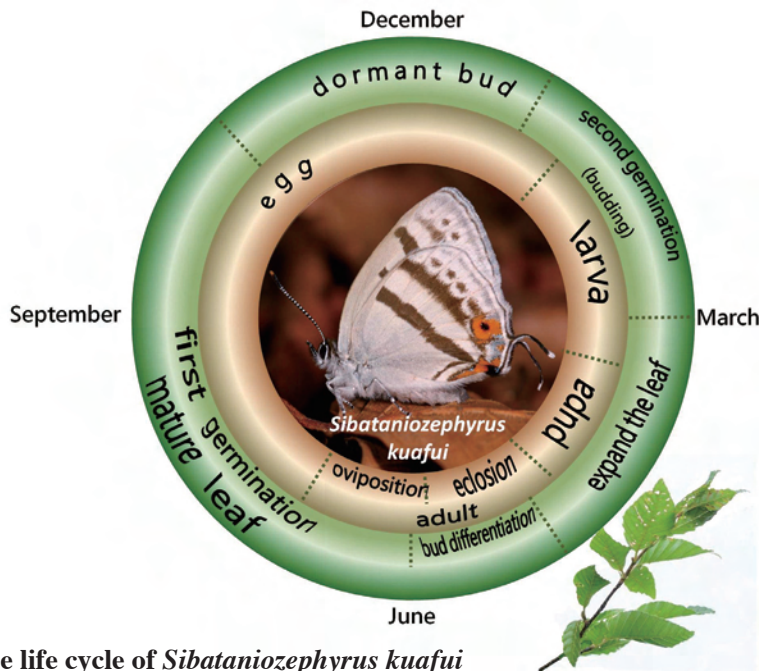
Insects relying on Taiwan beech

The climate of Taiwan is predominantly subtropical, not ideal for the growth of the cool-climate-favoring beech trees. Nevertheless, the mountainous landscape along with the humid, foggy weather makes northern Taiwan a suitable home to beech. The Taiwan beech, a species originating from southern Taiwan, forms a patchy distribution on mountain tops of northern Taiwan. These beech populations are hosts to many insects, including the precious species relying solely on beech for survival.

Blue diamonds in Taiwan beech forests The best-known insect living in Taiwan beech forests is a small hairstreak butterfly named *Sibatanozephyrus kuafui* Hsu & Lin, which is named after a figure in an ancient Chinese legend. According to the legend, “Kuafu” chased the sun until death of exhaustion. *S. kuafui* is on the wing only during the wet “Plum Rain” season in May, and adults are active during sunny hours, making the observers of this butterfly feel like sun-chasers, like “Kuafu.” The males of *S. kuafui* possess metallic blue scales on their wings. Of approximately 6,000 species of lycaenid butterflies, only 3 are known to be specialists on beech. *S. kuafui* is considered a precious species endemic to Taiwan. The life cycle of *S. kuafui* closely matches the phenology of Taiwan beech. The adults appear on the canopy of Taiwan beech in May, and mate and lay eggs beneath the branches in early summer. The eggs do not hatch until next spring when the beech begins to break buds. The larvae feed exclusively on soft beech leaves. The survival of *S. kuafui* depends on the concordance between egg hatching and beech budding. A large population of beech is required for *S. kuafui* to persist, because *S. kuafui* colonies in small populations are liable to extinction due to climate chaos. The Tongshan area has the only large Taiwan beech population that still exhibits signs of regeneration. Thus, it may represent the most important refuge for this precious butterfly species if other Taiwan beech

populations decline due to the current global-warming trend (See photographs, p.139).

Night beauty: Underwing moths Two species of underwing moths have been reared out from larvae collected from the new foliage of *F. hayatae*; both represent unrecorded species in Taiwan. They were tentatively identified as *Catocala nubila* Butler and *Catocala connexa* Butler or their relatives. Both *C. nubila* and *C. connexa* are specialists on beech, and were initially thought to be mainly restricted to Japan in their distribution. Straying individuals of *C. nubila* are frequently found in Korea, Sakhalin, and Ussuri, but they cannot form sustainable colonies in those areas because of the absence of beech forests. In some localities within Japan, *C. nubila* has been placed on the endangered species list. Both *C. nubila* and *C. connexa* are univoltine species with adults on the wing in summer, thus not likely to visit Taiwan via winds or typhoons because the southwest wind dominates the summer season over the island of Taiwan. There appears to be



The life cycle of *Sibataniozephyrus kuafui*



doubtless that the *Catocala* species associated with Taiwan beech are aboriginal in Taiwan, similar to *S. kuafui* (See photographs, p.141).

Other specialist insects associated with Taiwan beech Besides the lycaenid hairstreak butterfly and underwing moths mentioned above, other interesting insects exclusively associated with beech have been found in the samples obtained from Taiwan beech. A notodontid caterpillar we found, failed to reach the adult stage. Its morphology resembles that of *Quadricalcarifera punctatella* (See photograph, p.142), a moth that is considered endemic to Japan and a specialist on beech. A species of the gracillarid moth *Caloptilia* was reared to the adult stage. It is an interesting finding because *Caloptilia*, being mostly specialists, has never been known to feed on beech. Furthermore, a kind of seed-borer was isolated from the seeds of Taiwan beech in 2010 when seeds were in full reproduction. Its feeding behavior and morphology are similar to those of a small tortricid moth called *Pseudopammene fagivora*. *P. fagivora* is considered the most important factor involving the survival of beech seeds in Japan, and perhaps responsible for the evolution of the periodic mass seed production pattern there. It is also known that this tortricid moth exhibits prolonged diapause in the pupal stage, possibly an adaptation to the seed production pattern (See up photographs, p.143).

Polyphagous insects associated with Taiwan beech

The insects relying exclusively on beech for food are not the only insects found on Taiwan beech; many insects with broader host ranges also use Taiwan beech as alternative food. Some of them feed on various plants of the beech family. For example, *Auaztellodes arianus*, a moth endemic to Taiwan, feeds on oaks. Many general feeders may also infest beech foliage, including a few tussock moths and burnet moths. Some of them may devour large amounts of foliage and become the pests of Taiwan beech pests.

Gall-makers on Taiwan beech

A variety of galls may be found on Taiwan beech. Some resemble a peach, and some an ice-cream cone; others have a morphology that is difficult to describe.

Although gall researchers have paid much attention to the galls on Taiwan beech, many gall-making insects overwinter as larvae or pupae in debris, making them hard to study in subtropical Taiwan. At least 7 different types of galls have been found on Taiwan beech, and up to 31 species of gall midges have been discovered from beeches in Japan. Thus, it is reasonable to assume that there would be more species of gall-makers on Taiwan beech.

Borers and debris-feeders in Taiwan beech forests

Woody tissues of beech, living or dead, attract a variety of insects, use the wood as food. Many of these insects are beetles. Quite a few insect specialists on beech, such as the longhorn beetle *Dolichoprosopus yokoyamai* Gressitt, are known in the other regions of Japan. In Taiwan, this functional group is still poorly known, but a weevil has been reared out from a living twig of Taiwan beech. In Japan, many beetle larvae, notably the beautiful, metallic stag beetles of the genus *Platycerus*, are known to use the dead wood of beech as food. However, beetles of this genus have not been found in Taiwan.

Non-*Fagus*-feeding insects associated with the Taiwan beech forests

Although Taiwan beech is the dominant tree species in beech forests in Taiwan, other trees of the genera *Quercus*, *Rhododendron*, and *Symplocos* also grow in these forests. Besides, the bamboo species *Yushania niitakayamensis* forms the dominant vegetation on the forest floor of Taiwan beech forests. These plants provide many habitats and food for insects. One of the best-known examples is a lycaenid butterfly known as *Horaga rarasana* Sonan, which is monophagous and specializes on *Symplocos macrostroma*, a plant commonly found associated with Taiwan beech.

Compared to Europe or Japan, where the insect fauna on beech has been explored for decades, the analysis of the insect fauna on the Taiwan beech is still in the preliminary stage and awaits further investigation.

Genetic variation in *Fagus hayatae*

Jer-Ming Hu / Hsiang-Hsuan Kung

Conservation biologists are usually concerned if the survival of a target species is restricted by its reproductive deficiency, which may be caused by various factors such as the lack of flexibility to adapt to a dynamic habitat change or reproductive breakdowns caused by inbreeding depression. One of the indicators commonly used to assess survival plausibility is the genetic variation in the population. A low genetic variation in the population usually indicates a lack of gene flow among the individuals.

Most of the biological genetic information is stored in and transmitted to the next generation by DNA. The genetic information carried by the offspring is formed by rearranging the parental genomes via recombination during gamete formation. Therefore, the genotype of the offspring will be similar to that of his/her parents. Except in asexually reproducing individuals, genome rearrangement can lead to many different combinations, thereby resulting in large genetic variation in the progenies.

In this chapter, we summarize current studies that use molecular markers to elucidate the phylogenetic relationships of *F. hayatae* and related species, particularly for the relic populations in Taiwan.

Research on the worldwide genetic variation of *Fagus*

Fagus species are one of the major tree species in temperate forests, and many studies have been conducted on *Fagus* species, including systematics and population genetics.

Shen (1992) conducted the first comprehensive classification of the genus *Fagus* around the world, based solely on morphological characteristics. Scattered genetic variation research on *Fagus* can be traced back to the 1980s and 1990s, in which Comps *et al.* (1987, 1990) used isozymes to analyze the European beech

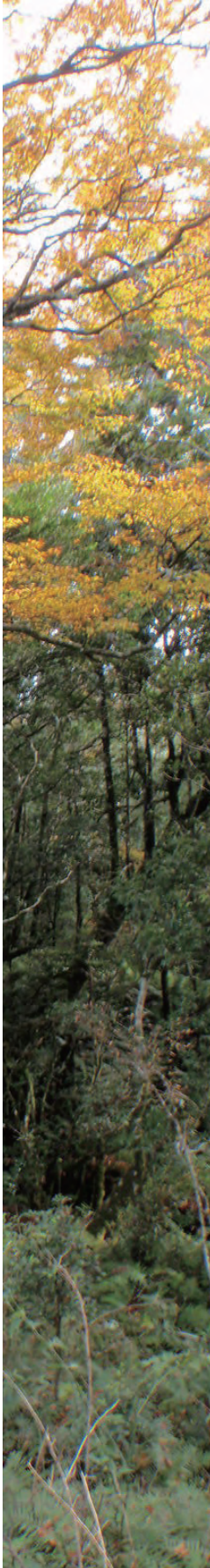
(*F. sylvatica*).

Fagus is considered a small genus in the Fagaceae family, having only about 10 to 13 species distributed in North America, Europe, and East Asia. In general, *Fagus* is considered relatively primitive in the Fagaceae family. However, analysis of genetic markers, such as the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (nrITS) and chloroplast *rbcL-atpBE*, revealed that *Fagus* species are much different from other Fagaceae taxa. This indicates that the genetic relationship between *Fagus* species and other Fagaceae is weak, but the genetic differences within *Fagus* species are relatively small.

As far as the nrITS sequence is concerned, the genus *Fagus* usually exhibits high polymorphism at the species level. Current studies suggest that although *Fagus* was widely distributed on the Earth in the Cenozoic period, no radiation on diversification was found. In contrast, the genus *Fagus* gradually accumulates random genetic variations in the population. In other words, *Fagus* species did not undergo a clear speciation process, except in some regions where *Fagus* is effectively isolated from other continents or islands. *Fagus* species usually exhibit a wide distribution in the temperate zones, with an open-pollinating mechanism for reproduction. Therefore, it is difficult for genetic isolation to occur. At the molecular level, the evolution rate of *Fagus* is relatively low.

A molecular phylogenetic study was first applied to *Fagus* in 2001 by Manos and Stanford, who sampled 12 individuals from 9 taxa. Analysis of nuclear ITS and chloroplast *rbcL-atpBE* regions showed that the ancestors of the genus *Fagus* in Europe and America originated from Asia. However, the genetic information did not accurately reflect the speciation of isolation due to limitations of the data. So far, the phylogenetic relationships among *Fagus* species have remained unresolved, and the usual genetic markers may be unable to determine the exact relationship between species (See figure, p.158).

At the current stage, we are still unable to obtain a clear picture of the relationships between *F. hayatae*, *F. hayatae* subsp. *pashanica*, and *F. hayatae* var. *zhejiangensis*. Recently, a *Fagus* species in Shennongjia, Hubei (China), was identified as *F. hayatae*, but the true identity needs further confirmation.



Study of genetic variation in *Fagus hayatae*

F. hayatae is a rare and endangered plant in Taiwan. Two major populations exist in Taiwan: one in the region of Lalashan and Chatienshan, and the other in the Tongshan region, which is located to the south of the Lanyang River.

Research on the population variation of *F. hayatae* began with Kato *et al.* (2000), who examined the population variation of 15 *F. hayatae* individuals at Lalashan using restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis of mitochondrial DNA. The results showed that the 15 individuals had no polymorphisms in this molecular marker. In other words, informative sites are not present in the genetic region.

Recently, some new *F. hayatae* population sites, such as Tongshan, Dabaishan, and Lenkanshan, have been discovered in Taiwan. A more complete survey on *F. hayatae* phylogeography was launched under the guidance of the Forestry Bureau, Council of Agriculture Executive Yuan, to assess the necessity of conserving *F. hayatae*.

In recent analyses using the chloroplast *trnL-F* region and the *rbcL-atpB* markers, 9 populations in Taiwan were classified into 3–4 subgroups. Some of them, such as the samples from Dabaishan, have unique nucleotide variations, which indicate that special haplotypes were produced by the emergence of local evolution (See figure, p.76).

On the other hand, analysis of microsatellite markers among the 9 populations revealed that the 9 populations exhibit significant heterozygosity; however, genetic differentiations between populations are insignificant despite the presence of slightly higher genetic differentiations in several populations, such as the samples from Lankanshan. All these results showed that the genetic variation among populations is quite low. However, the genetic variation analysis only reveals the diversity in the selected genetic regions, rather than the adaptive changes due to natural selection; the current sampling is still incomplete. In other words, we need to use a larger sample size from each population, and combine studies on reproductive strategies and seed and seedling viability to elucidate the life history of *F. hayatae* (See figure, p.162).





To continue the ongoing life

Tze-Ying Chen / Zhe-Rong Lin

Trade off between the use and conservation

Nature conservation is the human act of protecting and preserving the natural environment and species to achieve the sustainable use of natural resources and to maintain the balance and stability of ecosystems. Simply put, conservation means the rational use of natural resources instead of “no use.” The use that can result in rapid extinction of species should be stopped and be properly managed.

Biodiversity conservation Globally, many species are gradually decreasing or disappearing. The reasons for the reduction in biodiversity and the disappearance of species include forest clearance, decreasing area of tropical rain forests, continuous disappearance of wetlands, oceanic destruction and pollution, soil destruction and degradation, invasion of alien species (See photograph, p.165 above), and global warming. Today, conservation has 4 major goals: (1) protecting the resources required for human existence against destruction and pollution; (2) ensuring the sustainable use of ecosystem resources; (3) preserving genetic diversity; and (4) preserving the monuments of natural history.

Faced with the increasing severity of disappearing global biodiversity, UNEP, IUCN, and FAO proposed the Convention on Biological Diversity, which was passed in the conference of the United Nations in 1992, and became officially effective in 1993. The Convention on Biological Diversity is a global treaty with the clear, common goal of conserving biodiversity.

Methods of species conservation Species conservation includes *in situ* and *ex situ* conservation. *In situ* conservation is the immediate protection and restoration of populations and ecosystems. *Ex situ* conservation is the process of preserving genetic resources outside of the natural habitats, preventing species extinction, carrying out restoration if necessary, and supplementing the natural population (See photographs, p.166 right bottom - 167).



Establishment of reserves and protection areas Reserves and protection areas are established to protect and maintain biodiversity and natural resources, and to manage and enforce laws based on regulations. The reserves and protection areas should be planned by taking into account residential and community development, and are divided into transitional zone, buffer zone, and core area, according to geographical conditions and ecological functions. Conservation can be achieved without neglecting people's needs (See figure, p.168).

The core area has the most integral biodiversity and the highest density of conserved species, and may consist of one or more sections with an area sufficient to maintain natural regeneration or reproduction of the conserved species. In the core area, most human activities, with the exception of scientific research, are prohibited.

Located outside of the core area, the buffer zone has a larger size and is designed to control disturbances, protect against destruction, contain alien invasive species, and provide for most scientific studies. In the buffer zone, hunting and profitable exploitation are prohibited.

Located outside of the buffer zone, the transitional zone is designed to connect the reserves or protection areas with the neighboring areas, and allow exploitation and development of local resources, such as ecotourism, botanic gardens, and community construction (See figure, photographs, p.169).

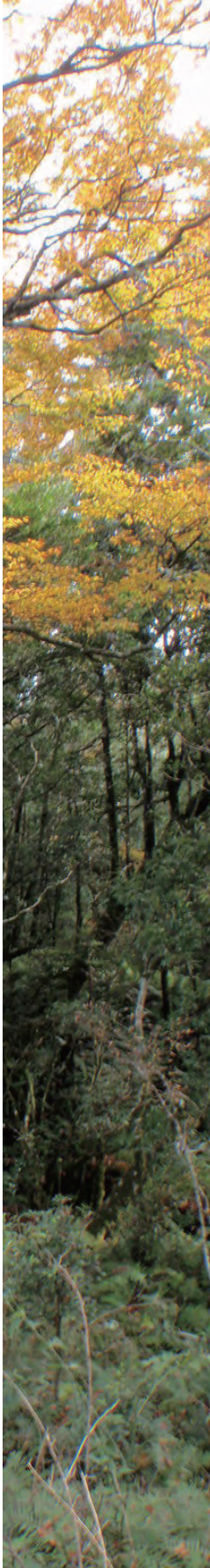
International conservation of *Fagus* forests

The IUCN Red List of Threatened Species categorizes *Fagus longipetiolata* and *F. hayatae* as threatened species, and advises the nations with these two species to devise and implement the appropriate conservation plans.

Distributed in both China and Taiwan, *F. hayatae* is included on the list of rare and endangered species in China. It has been declared as 1 of 5 precious and rare species by the Cultural Heritage Conservation Law in Taiwan based on its unique conservational status of glacial relic species and important academic value.

Based on the definition of the reserves of IUCN, rare and representative





ecosystems around the world are included in the reserves and protection areas of different types and classes. For example, Nature Reserves are established strictly for scientific research, and National Parks are designed for both conservation and recreation. If these reserves are internationally recognized as the heritage of the entire world, they should be conserved. Those declared as World Heritage sites by UNESCO (United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization) deserve more concern and protection from mankind.

In many areas, the *Fagus* forests and the companion species are included in the system of reserves due to their representativeness of local plant communities, their uniqueness, and rarity. In America, Europe, and Japan of the north hemisphere, beech forests are the prevailing type of vegetation. Representativeness and primitive status are reasons why the Great Smoky Mountains National Park in North America, Primeval beech Forests of the Carpathians and the Ancient beech Forests of Germany in Europe, and the Shirakami -Sanchi in Japan are listed as World Heritage sites (See figure, p.172-173).

United States of America Listed as a World Heritage site in 1983, the Great Smoky Mountains National Park is situated in eastern America, spanning between eastern Tennessee and western North Carolina. With the Appalachians running in the south-north direction, this park provided sanctuary to many animals and plants in the last glacial period, and thus became the area with the highest biodiversity in the temperate zone as well as the major habitat of *F. grandifolia*.

Europe Europe has the following reserves: Burnham beeches, Gran Paradiso National Park, Monte Elias National Park, Kellerwald-Edersee National Park, Hyrcanian Forest (Caspian Forest), South Ridge State Park, and Carpathian Biosphere Reserve. In Europe, the most primitive beech forest is located in the Carpathian Mountains, which was designated as a World Heritage site in 2007.

In 2011, the Kellerwald-Edersee National Park in Germany was once again incorporated into the Carpathian primitive beech forest and was combined with the other 4 national parks or reserves with beech forests: Müritz National Park in Mecklenburg-Vorpommern, Hainich National Park in Thüringen, Jasmund National Park in Rügen, and Schorfheide-Chorin Reserve in Brandenburg. This incorporation led to the formation of the Primeval beech Forests of the Carpathians and the Ancient beech Forests of Germany, which span 5 countries.

Japan Shirakami -Sanchi possess a unique ecological environment, which preserves numerous rare plants and animals as well as the largest primitive beech forest in the world, with the only comparable beech forest being in Europe. Among the 14 World Heritage sites in Japan, only 3 are natural sites, with the primitive beech forest recognized in 1993 as one of them.

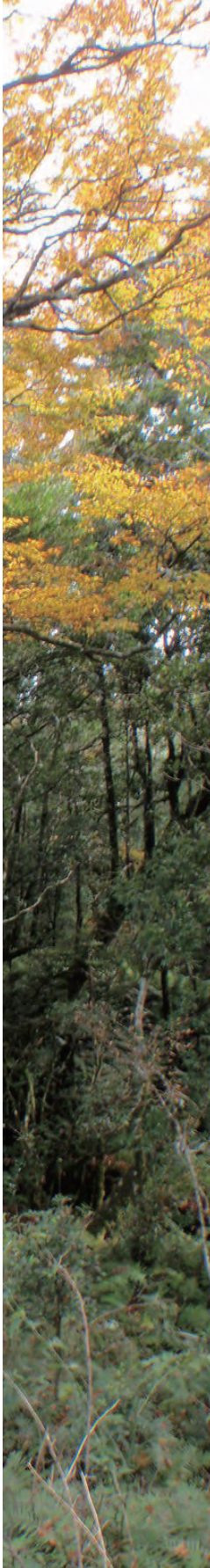
China Among the national reserves of China, 25 are home to *Fagus* species. *Fagus hayatae* subsp. *pashanica* grows in the following 6 reserves: Micangshan Nature Reserve, Tianmushan Nature Reserve, Qingliangfeng Nature Reserve, Shennongjia Nature Reserve, Seven Sisters Mountain Nature Reserve, and Size Langou Nature Reserve (See figure, p.174-175).

In China, the *Fagus* forests are distributed in two of the World Heritage sites, Huangshan and Wuyishan (See photograph, p.175). Among the 54 places considered for World Heritage designation, Shennongjia Nature Reserve of Hubei and Jinfoshan Nature Reserve of Chongqing also have *Fagus* forests. However, *F. hayatae* subsp. *pashanica*, a species phylogenetically close to *F. hayatae*, grows only in Shennongjia Nature Reserve.

Due to their ecosystem representativeness and species rarity, *Fagus* forests are widely included in protection areas, reserves, and national parks, or listed as World Heritage sites, indicating that the *Fagus* forests are valued by many countries around the world.

Conservation laws in Taiwan

Taiwan has been making great efforts in nature conservation, and has a long-term program for conservation planning and implementation. Presently, in Taiwan, the laws of nature conservation include Forest Law, Cultural Heritage Preservation Law, Wildlife Conservation Law, and National Parks Act. These four laws are the important basis for designing and planning Nature Reserves, Nature Protection Areas, and National Parks.



Preserving nature's ark of Taiwan beech forests

The establishment of a comprehensive protection network is essential for the in situ conservation of beech forests in Taiwan. The network can provide the following services: (1) supply a source of Taiwan beech seeds for *ex situ* restoration; (2) continuously monitor and survey for collecting sufficient data and knowledge for the foundation of preservation and restoration. Being a relic species of the glacial period, Taiwan beech is the best research material and an excellent indicator for examining glacial recession and global warming. (3) Ensure the sustainability of animals and plants along with the conservation of Taiwan beech in ecosystems (See figure, p.180-181).

Of the 85 nature protection areas in Taiwan, only Chatianshan Nature Reserve (See photographs, p.179-180) was designed in 1992 to protect Taiwan beech, according to the Cultural Heritage Preservation Law. In the reserve, Taiwan beech covers about 172.66 ha.

In the Tongshan area (1,500–2,000 m a.s.l.) of Nanao, Yilan county (See photograph, p.179 right above), the Taiwan beech forest covers an area of 1,154.32 ha, supposedly the largest primitive Taiwan beech forest in the world. In Lankanshan and Dabaishan (1,200–1,400 m a.s.l.) of Nanao, Yilan county (See photograph, p.181 left), the Taiwan beech forest covers an area of 34.41 ha.

We suggest that the national forests about 10,000 ha in Tongshan, Dabaishan, and Lankanshan be designated as a nature protection area according to Forest Law so as to create a comprehensive network of protection areas connecting all Taiwan beech forests.

參考文獻 References

- ルリクワガタ属-Wikipedia (http://ja.wikipedia.org/wiki/ルリクワガタ属#cite_note-0; accessed: Dec. 9. 2010.)
- 井上 寛、杉 繁郎、黒子 浩、森内 茂、川辺 湛 (1982) 日本蛾類大圖鑑。講談社。966+552頁。
- 今 博計 (2009) プナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム。北海道林業試験場研究報告46: 53-83。
- 今 博計、野田隆史 (2008) プナにおけるマスティグとその適応的意義。寺澤和彦、小山浩正編。プナ林再生の応用生態學。310頁。
- 方精雲、郭慶華、劉國華 (1999) 我國水青岡屬植物群的地理分佈格局及其地形的關係。植物學報41 (7): 766-774。
- 毛志宏、朱教君 (2006) 干擾對植物群落物種組成及多樣性的影響。生態學報26 (8): 2695-2701。
- 毛俊傑、陳子英、阮忠信 (2007) 翠峰湖生物相與棲地調查之研究 (2/2)。行政院農業委員會林務局委託計畫系列95-01-08-01。
- 王立志 (1987) 臺灣北部烏來地區天然植群之多變數分析。國立臺灣大學森林學研究所樹木學組碩士論文。82頁。
- 王亞男、林建良 (2002) 利用RAPD分子標誌研究台灣山毛櫸之族群變異。中華林學季刊35 (3): 265-272。
- 王穎、王冠邦 (1993) 插天山自然保留區野生動物相調查。台灣省農林廳林務局保育系列研究82-07號。
- 王穎、徐培峰 (2005) 銅山地區山毛櫸 黑熊及其他野生動物生態之調查 (二)。行政院農業委員會 務局保育研究系 93-07號。
- 寺澤和彦、小山浩正編 (2008)。プナ林再生の用生態學。310頁。
- 朱教君、劉世榮 (2007) 森林干擾生態研究。中國林業出版社。北京。348頁。
- 呂金誠、邱清安、歐辰雄 (1998a) 插天山自然保留區植群之研究。中興大學試驗林研究彙刊20 (1): 57-80。
- 呂金誠、歐辰雄、邱清安 (1998b) 插天山自然保留區植群之研究 (二) 臺灣水青岡之族群組成。中興大學試驗林研究彙刊20 (2): 79-91。
- 呂勝由 (1996) 臺灣稀有及瀕危植物之分及彩色圖鑑 (I)。行政院農業委員會印行。163頁。
- 宋永昌 (2001) 植被生態學。華東師範大學出版社。673頁。

- 宋新章、肖文發（2006）林隙微生境及更新研究進展。林業科學42（5）：114-119。
- 李建強（1996）山毛櫸科植物的起源和地理分佈。植物分類學報37（4）：376-396。
- 李建強、王恆昌、李曉東、李新傳（2003）基於細胞核rDNA ITS片段的水青岡屬的分子系統發育。武漢植物學研究21（1）：31-36。
- 李騰飛、李俊清（2008）中國水青岡起源、分佈、更新以及遺傳多樣性。中國農學通報24（10）：185-191。
- 沈中杼（1984）臺灣產殼斗科植物之分類與花粉型態之研究。國立臺灣大學森林學研究所碩士論文。49頁。
- 周文郅（1999）關刀溪森林生態系孔隙更新之研究。國立中興大學植物學研究所碩士論文。106頁。
- 邱清安（1996）插天山自然保留區植相與植群之研究。國立中興大學森林學研究所碩士論文。162頁。
- 金平亮三（1936）臺灣樹木誌（增補改版）。臺灣總督府中央研究所林業部。台北。754頁。
- 姜博仁、王建仁、鄭慧如、朱佑璽（2009）野生動物調查自動錄音技術開發與應用評估。行政院農業委員會林務局委託計畫系列98農科-8.7.3-務-e1。
- 洪州玄（2003）南仁山迎風與背風分佈樹種生態生理特性的比較。國立屏東科技大學森林系碩士論文。89頁。
- 洪富文（1989）孔隙更新與其應用。生態原則下的林業經營研討會論文集。林業叢刊31號。137-142頁。
- 范開翔（2005）東北季風對南仁山迎風與背風分佈樹種苗木型態與生理活動之影響。國立屏東科技大學森林系碩士班專題討論報告。66頁。
- 徐培峰（1999）台灣蝶圖鑑，第一卷。台灣省立鳳凰谷鳥園。344頁。
- 徐培峰、黃嘉龍（2002）夸父綠小灰蝶之生態學研究（二）。行政院農業委員會林務局保育研究系列91-9。31頁。
- 徐培峰、羅尹廷（2001）夸父綠小灰蝶之生態學研究（一）。行政院農業委員會林務局保育研究系列90-19。31頁。
- 翁仁憲、黃士元、廖天賜（2004）珍貴稀有植物—台灣水青岡。自然保育季刊46:24-30。
- 陳子英（2004）銅山地區山毛櫸林植物資源調查（1/2）。行政院農業委員會林務局保育研究系列第92-7號。80頁。
- 陳子英（2005）銅山地區山毛櫸林植物資源調查（2/2）。行政院農業委員會林



- 務局保育研究系列第93-6號。52頁。
- 陳子英、王震哲、廖啟政、宋梧魁、謝長富（2005）臺灣水青岡森林的植群分類。第三屆臺灣植群多樣性研討會論文集。行政院農委會林務局。230-249頁。
- 陳玉峰（1989）玉山箭竹暨高地草原歷來研究之檢討。玉山生物學報6（2）：1-28。
- 陳玉峰、林俊義、王忠魁（1992）臺灣高地植群生態研究系列（II）-玉山箭竹之生長與體型變異。玉山生物學報9：117-143。
- 黃立彥（2000）拉拉山臺灣山毛櫸林植群生態與天然更新之研究。國立中興大學森林學研究所碩士論文。91頁。
- 黃兆吟（2006）溪頭地區崩塌裸露地歷史變遷及植生恢復監測。國立臺灣大學森林環境暨資源學研究所。115頁。
- 黃美秀（2004）自動照相機應用於中大型野生動物族群監測之研究。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。
- 楊正釗（2006）精緻林業-生態林營造。現代育林21：60-72。
- 楊正釗、郭幸榮、黃群修（2010）台灣水青岡種子的發芽與儲藏性質。中華林學會99年度學術論文發表論文集：92-106。
- 植原 寬（1991a）ブナ林の虫癭昆虫類。ブナ林の自然環境と保全。222-225頁。
- 植原 寬（1991b）ブナ林の穿孔性昆虫類。ブナ林の自然環境と保全。228-230頁。
- 臧潤國、劉靜絕、董大方（1999）林隙動態與森林生物多樣性。中國北京。243頁。
- 裴家騏（1998）利用自動照相設備記錄野生動物活動模式之評估。台灣林業科學13(4):317-324。
- 裴家騏、陳朝圳、吳守從、滕民強（1997）利用自動照相設備與地理資訊系統研究森林野生動物族群之空間分布。中華林學季刊30(3)：279-289。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑（1972）北插天山夏綠林群落之研究。省立博物館科學年刊15：1-14。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑（1983）森林植物生態學。台灣商務印書館。462頁。
- 歐辰雄、呂金誠、邱清安、王志強、張美瓊、曾喜育（1996）插天山自然保留區植被調查研究（II）。臺灣省農林廳林務局保育研究系列85-08號。143頁。
- 歐辰雄、呂金誠等（2000）插天山自然保留區臺灣山毛櫸天然更新與繁殖之可



- 行性研究(二)。農委會林務局保育研究系列89-5號。151頁。
- 賴玉菁、裴家騏、許立達、姜博仁(2003)應用地理資訊系統及多元回歸模式推估台灣南部山區山羌棲地之分布。航測及遙測學刊8(4):1-8。
- 謝長富(2000)東亞季風影響下的台灣常綠闊葉林。森林資源保育與經營研討會論文集:115-126頁。
- 謝長富、楊國楨、謝宗欣、陳擎霞(1990)台灣山毛櫸森林的植被類型和結構。國際林業山地森林保護區管理學術會議論文集:29-39頁。
- 關慧瑄(2002)東北季風對南仁山季風樹冠形態影響之研究。國 屏東科技大學森 系實務專題報告。38頁。
- 鎌田直人(1991)ブナ林の食葉性昆虫類。ブナ林の自然環境と保全。216-221頁。
- 鎌田直人(2008)ブナの種子食性昆虫:加害種の生活史と共存機構。53-70頁。
- Abe, M., J. Izaki, H. Miguchi, T. Masaki, A. Makita and T. Nakashizuka (2002) The effects of sasa and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science* 13:565-574.
- Abe, S., T. Masaki and T. Nakashizuka (1995) Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120(1):21-32.
- An Identification Guide of Japanese Moths Compiled by Everyone (AIGJMCE) (2003) http://www.jpmoth.org/Noctuidae/Catocalinae/Catocala_nubila.html
- Asuka, Y., N. Tani, Y. Tsumura and N. Tomaru (2004) Development and characterization of microsatellite markers for *Fagus crenata* Blume. *Molecular Ecology Notes* 4:101-103.
- Berjak, P., K. J. Bradford, D. A. Kovach and N. W. Pammenter (1994) Differential effects of temperature on ultrastructural responses to dehydration in seeds of *Zizania palustris*. *Seed Science Research* 7:145-60.
- Bonner, F. T. (1990) Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. *Forest Ecology and Management* 35:35-43.
- Brokaw, N. V. L. (1982) The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11:158-160.
- Brown, J. H and M. V. Lomolino (1998) *Biogeography*. 2nd ed. Sunderland (MA): Sinaur Associates. 691pp.
- Canham, C. D., T. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies and P. S. White (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20:620-631.
- Cao, K. F. (2001) Morphology and growth of deciduous and evergreen broad-leaved

- saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth. *Ecological Research* 16(3):509–517.
- Cao, K. F. and R. Peters (1998) Structure and stem growth of multi-stemmed trees of *Fagus engleriana* in China. *Plant Ecology* 139:211-220.
- Cao, K. F., R. Peters and R. A. A. Oldeman (1995) Climatic range and distribution of Chinese *Fagus* species. *Journal of Vegetation Science* 6:317-324.
- Clements, F. E. (1961) *Plant succession: analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington publication 242: 1-512.
- Comps, B., G. Barriere, D. Merzeau and J. Letouzey (1987) Alloenzyme variability of beeches in the Atlantic range of Western Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 17:1043-1049.
- Comps, B., B. Thiebaut, L. Paule, D. Merzeau and J. Letouzey (1990) Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. *Heredity* 65:407-417.
- Denk, T., G. W. Grimm and V. Hemleben (2005) Patterns of molecular and morphological differentiation in *Fagus* (Fagaceae): phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 92:1006-1016.
- Denk, T., G. Grimm, K. Stögerer, M. Langer and V. Hemleben (2002) The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: evidence from genes, morphology and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution* 232:213-236.
- Dirr, M. A. and C. W. Heuser (1987) *The reference manual of woody plant propagation*. Athens, GA:Varsity Press.123-124.
- Dussert, S., N. Chabrilange, F. Engelmann and S. Hamon (1999) Quantitative estimation of seed desiccation sensitivity using a quantal response model: application to nine species of the genus *Coffea* L. *Seed Science Research* 9:135-44.
- Eira, M. T. S., C. Walters, L. S. Caldas, L. C. Fazuoli, J. B. Sampaio and M. C. L. L. Dias (1999) Tolerance of *Coffea* spp. seeds to desiccation and low temperature. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 11:97-105.
- Ellis, R. H., T. D. Hong, E. H. Roberts and U. Soetisna (1991b) Seed storage behavior in *Elaeis guineensis*. *Seed Science Research* 1:99-104.
- Ellis, R. H., T. D. Hong and E. H. Roberts (1990) An intermediate category of seed storage behaviour? *Journal of Experimental Botany* 41:1167-74.
- Ellis, R. H., T. D. Hong and E. H. Roberts (1991a) An intermediate category of seed storage behaviour? II. Effects of provenance, immaturity, and imbibition on desiccation-tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany* 42:653-7.
- Flaccus, E. (1959) Revegetation of landslides in the White Mountains of New Hampshire. *Ecology* 40(4):692-703.
- Fujii, N., N. Tomaru, K. Okuyama, T. Koike, T. Mikami and K. Ueda (2002)

- Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematic and Evolution* 232:21-33.
- Gamene, C. S., H. L. Kraak, J. G. VanPijlen and C. H. R. DeVos (1996) Storage behaviour of neem (*Azadirachta indica*) seeds from Burkina Faso. *Seed Science and Technology* 24:441-8.
- Giesecke, T., T. Hickler, T. Kunkel, M. T. Sykes and R. H. W. Bradshaw (2007) Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Biogeography* 34:118-131.
- Gosling, P. G. (1991) beechnut storage: A review and practical interpretation of the scientific literature. *Forestry* 64:51-9.
- Hiraoka K. and N. Tomaru (2009) Genetic divergence in nuclear genomes between populations of *Fagus crenata* along the Japan Sea and Pacific sides of Japan. *Journal of Plant Research* 122:269–282.
- Hiraoka K. and N. Tomaru (2009) Population genetic structure of *Fagus japonica* revealed by nuclear microsatellite markers. *International Journal of Plant Sciences* 170:748-758.
- Homma, K., A. Nobuhiro, A. Tomoyuki, H. Mikio, H. Kenichi, H. Yoshihiko, I. Kiyoshi, K. Mikio, M. Hideo, M. Noriyasu, M. Hiromi, N. Tohru, N. Sunji, N. Kaoru, O. Tatsuhiro, S. Shin-ichi, S. Hisashi, T. Seiki and Y. Norikazu (1999) Geographical variation in the early regeneration process of Siebold's beech (*Fagus crenata* Blume) in Japan. *Plant Ecology* 140:129–138.
- Hong, T. D., N. B. Ahmad and A. J. Murdoch (2001) Optimum air-dry storage conditions for sweet orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) and lemon (*Citrus limon* (L.) Burm. f.) seeds. *Seed Science and Technology* 29:183-92.
- Hong, T. D. and R. H. Ellis (1992) Optimum air-dry seed storage environments for arabica coffee. *Seed Science and Technology* 20:547-60.
- Hong, T. D. and R. H. Ellis (1995) Interspecific variation in seed storage behavior within two genera- *Coffea* and *Citrus*. *Seed Science and Technology* 23:165-81.
- Hong, T. D. and R. H. Ellis (1996) A protocol to determine seed storage behavior. IPGRI Technical Bulletin no. 1. Rome: International Plant Genetic Resources Institute. 62pp.
- Hong, T. D. and R. H. Ellis (1998) Contrasting seed storage behaviour among different species of Meliaceae. *Seed Science and Technology* 26:77-95.
- Hsieh, C. F. (1989) Structure and floristic composition of the beech forest in Taiwan. *Taiwania* 34(1):28-44.
- Hokusima, T., S. Y. Lu, T. Matsui, T. Nishio, C. L. Liu and S. Pignatti (2005) Phytosociology of *Fagus hayatae* forests in Taiwan. *Rendiconti Lincei* 16(3):171-189.

- Ida, H. (2000) Treefall gap disturbance in an old-growth beech forest in southwestern Japan by a catastrophic typhoon. *Journal of Vegetation Science* 11:825-832.
- Igarashi, Y. and N. Kumata (1997) Insect predation and seasonal seedfall of the Japanese beech, *Fagus crenata* Blume, in northern Japan. *Journal of Applied Entomology* 121:65-69.
- International Seed Testing Association (ISTA) (1999) International rules for seed testing. *Rules* (1999) *Seed Science and Technology* 27(Suppl):1-333.
- Kato, S., T. Koike, T. Lei, C. F. Hsieh, K. Ueda and T. Mikami (2000) Analysis of mitochondrial DNA of an endangered beech species, *Fagus hayatae* Palibin ex Hayata. *New Forests* 19:109-114.
- KISTI (2005) Insect (Lepidoptera) Database: http://insect.cccb.re.kr/renew/sub_db01_view.php?p_id=LEP-060-00126
- Kon, H., T. Noda, K. Terazawa, H. Koyama and M. Yasaka (2005) Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *Journal of Ecology* 93: 1148-1155.
- Koyama, H., K. Terazawa and M. Yasaka (1997) Long term storage method of beech (*Fagus crenata* B.) nuts under low temperature after drying. *Journal of Japanese Forest Society* 79:150-4.
- Liew, P. M. and S. Y. Huang (1994) Pollen analysis and their paleoclimatic implication in the middle Pleistocene lake deposits of the Ilan district, northeastern Taiwan. *Journal of the Geological Society of China* 37(1):115-124.
- Liew, P. M., C. F. Shen and S. Y. Huang (1994) Middle Pleistocene distribution of the genus *Fagus* Tourn. ex L.(Fagaceae) in Taiwan. *Journal of the Geological Society of China* 37(4):549-560.
- Magri, D. (2008) Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography* 35:450-463.
- Manos, P. S. and A. M. Stanford (2001) The Historical Biogeography of Fagaceae: Tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 162: S77-S93.
- Manos, P. S., Z. K. Zhou, H. Cannon Charles (2001) Systematics of Fagaceae: Phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of Plant Sciences* 162:1361-1379.
- McDade, K. A. and C. C. Maguire (2005) Comparative Effectiveness of Three Techniques for Salamander and Gastropod Land Surveys. *The American Midland Naturalist* 153(2):309-320.
- Nakashizuka, T. (1983) Regeneration process of Climax beech (*Fagus crenata* Blume) forest III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. *Japanese Journal of Ecology* 33:409-418.
- Nakashizuka, T. (1984) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume)

- forests. IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology* 34(1):75-85.
- Nakashizuka, T. (1985) Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan. *Japanese Journal of Ecology* 35:153-167.
- Nakashizuka, T. (1987) Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* 69:169-175.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecology Resources* 3:21-35.
- Nakashizuka, T. (1989) Role of in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* 70(5):1273-1278.
- Nakashizuka, T. and M. Numata (1982) Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Japanese Journal of Ecology* 32:57-67.
- Natural History Museum (2007) HOSTS: Database of the World's Lepidopteran Hostplants. (<http://www.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/research/projects/hostplants/index.dsml>; accessed: Dec. 5. 2010.)
- Nayal, J. S., R. C. Thapliyal, M. M. S. Rawat and S. S. Phartyal (2000) Desiccation tolerance and storage behaviour of neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) seeds. *Seed Science and Technology* 28:761-7.
- Ntuli, T. M., P. Berjak, N. W. Pammenter and M. T. Smith (1997) Effects of temperature on the desiccation responses of seeds of *Zizania palustris*. *Seed Science Research* 7:145-60.
- Ohkubo, T., M. Kaji and T. Hamaya (1988) structure of Primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim) Forests in the Chichibu Mountains, Central Japan, with Special Reference to Regeneration Processes. *Ecological research*. 3:101-116.
- Okaura, T. K. and Harada (2002) Phylogeographical structure revealed by chloroplast DNA variation in Japanese beech (*Fagus crenata* Blume). *Heredity* 88:322-329.
- Oliver, C. D. and B. C. Larsen (1990) *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill-Inc. New York. 467pp.
- Pedro, L. L. and R. H. Ellis (2002) Seed storage behaviour of *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Seed Science Research* 12:31-7.
- Ota, H. (1998) Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* 40:189-204.
- Peters, R. (1997) *beech forests*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 169pp.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White (eds.) (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic press. London. 472pp.
- Poole, R. W. (1989) *Lepidopterorum Catalogus (New Series)*. Fascicle 118.

- Noctuidae. E. J. Brill. 1314pp.
- Poulsen, K. M. and H. Knudsen (1999) Viability constants. based on eight years storage of beech nuts (*Fagus sylvatica* L.). *Seed Science and Technology* 27:1037-9.
- Poulsen, K. M. (1993) Predicting the storage life of beech. nuts. *Seed Science and Technology* 21:327-37.
- Rob, P. and P. L. Thomas (1994) Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus* forests. *Journal of Vegetation Science* 5:421-432.
- Roberts, E. H. (1973) Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology* 1:499-514.
- Robinson, G. S., P. R. Ackery, I. J. Kitching, G. W. Beccaloni, and L. M. Hernández (2002) Hostplants of the moth and butterfly caterpillars of America north of Mexico. 824 pp.
- Runkle, J. R. (1981) Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* 62:1041-1051.
- Runkle, J. R. (1982) Pattern of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- Runkle, J. R. (1990) Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 20:632-641.
- Shen, C. F. (1992) A monograph of the genus *Fagus* Tourn. *ex* L. (Fagaceae). Dissertation. The City University of New York, New York.
- Shen, C. F. and D. E. Boufford (1988) *Fagus hayatae* (Fagaceae) - a remarkable new example of disjunction between Taiwan and central China. *Journal of Japanese Botany* 63(3):96-101.
- Staiger, J. S., L. L. Smith, W. J. Barichivich, and C. K. Jr. Dodd (2002) Using Artificial Refugia to Sample Hylid Frogs in Okefenokee National Wildlife Refuge. Presented at the Joint Meeting of the American Elasmobranch Society, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Herpetologists' League, and Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Kansas City, Missouri. July 3-8, 2002.
- Stewart, G. H. (1991) Forest development in canopy gaps in old-growth beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 2(5):679-690.
- Suszka, B., C. Muller and M. Bonnet-Masimbert (1996) Seeds of forest broadleaves: from harvest to sowing. Paris, INRA.
- Suszka, B. (1974) Storage of beech (*Fagus sylvatica* L.) seeds for up to 5 winters. *Arboretum Kornickii* 19:105-28.
- Suszka, B. (1975) Cold storage of already after-ripened beech (*Fagus sylvatica*) seeds. *Arboretum Kornickii* 20:299-315.
- Tanaka, K., Y. Tsumura and T. Nakamura (1999) Development and polymorphism

- of microsatellite markers for *Fagus crenata* and the closely related species, *F. japonica*. TAG Theoretical and Applied Genetics 99:11-15
- Threatened plants committee secretariat, IUCN (1980) How to use the UCN Red Data Book Categories. Royal Botanical Garden.
- Ueda, A. (2000) Pre- and post-dispersal damage to the nuts of two beech species (*Fagus crenata* Blume and *F. japonica* Maxim.) that masted simultaneously at the same site. Journal of Forest Research 5:21-29.
- Vertucci, C. W., J. Crane, R. A. Porter and E. A. Oelke (1994) Physical properties of water in *Zizania* embryos in relation to maturity status, water content and temperature. Seed Science Research 4:211-24.
- Vertucci, C. W., J. Crane, R. A. Porter and E. A. Oelke (1995) Survival of *Zizania* embryos in relation to water content, temperature and maturity status. Seed Science Research 5:31-41.
- von Fintel, G. T., P. Berjak and N. W. Pammenter (2004) Seed behaviour in *Phoenix reclinata* Jacquin, the wild date palm. Seed Science Research 14:197-204.
- Watt, A. S. (1947) Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35:1-22.
- White, N. D. G. and D. S. Jayas (1996) Deterioration during storage in wild rice, *Zizania palustris*, and polished basmati rice, *Oryza sativa*, and potential for insect infestation. Seed Science and Technology 24:261-71.
- White, P. S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Botanical Review 45:229-299.
- Yagihashi, T., T. Matsui, T. Nakaya, N. Tanaka and H. Taoda (2007) Climatic determinants of the northern range limit of *Fagus crenata* forests in Japan. Plant Species Biology 22:217-225.
- Yamamoto, S. I. (2000) Forest gap dynamics and tree regeneration. Journal of Forest Research 5:223-229.
- Yamamoto, K. (2000) Estimation of the canopy-gap size using two photographs taken at different heights. Ecological Research 15:203-208.
- Yamamoto, S. (1996) Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. Vegetatio 127:203-213.
- Yamamoto, S. I. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. Tokyo. 102:93-114.
- Yang, J. C., S. R. Kuo and T. P. Lin (2007) Intermediate storage behaviour and the effect of prechilling on germination of Japanese *Zelkova* (*Zelkova serrata*) seeds. Seed Science and Technology. 35:99-110.
- Yasaka, M., K. Terazawa, H. Koyama and H. Kon (2003) Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. Forest Ecology and Management 184:277-284.

中文檢索

一劃

一化性 (一年一世代)..... 135、139

二劃

DNA 基因庫..... 167

七姊妹山自然保護區..... 175

七葉樹屬..... 73

九州..... 41

人工遮蓋板..... 114、128

八角茴香科..... 44

三劃

三斗石櫟
..... 60、61、63、67、72、73

三星山..... 21、24

上胚軸..... 95

下胚軸..... 95

下銅山.....
14、23、24、58、72、74、161、
181

千金榆屬..... 73

大小蘭溝..... 174、175

大白山.....
14、23、24、57、58、63、68、
74、75、76、77、162、178、
179、181

大赤啄木..... 13、122、126

大帕拉迪索國家公園..... 171

大花灰木..... 149

大花細辛..... 79、80

大戟科..... 44

大煙山國家公園..... 171、172

大葉石櫟..... 64、77

子葉..... 86、91、95、111

小西成章..... 17、21

小型哺乳類..... 113、126

小黑圓翅鍬型蟲..... 149

山羌.....
11、13、112、115、116、117、132

山柳科..... 45

山紅頭..... 122

山核桃..... 39、73

山核桃屬..... 73

山桔梗..... 79

山茶科..... 44、72

山雀科..... 122、124

四劃

中國水青岡..... 30

五加科..... 44、68

化香樹屬..... 73

天台水青岡..... 27

天目山自然保護區..... 175

天擇..... 153、158、163

孔隙..... 47、48、49、50、81、
82、83、114、128、130

孔隙更新..... 47、48、49

巴山水青岡.....
8、14、27、28、29、31、38、
44、46、54、55、59、159、160、

161、174、175、176	
文化資產保存法	6、21、96、170、176、177、178
日本水青岡	11、20、27、29、36、37、41、42、46、48、134、137、159
日行性	128、131、132
木蘭科	44、72
水青岡舟蛾	142
水青岡蛀實小捲蛾	142
水青岡裳蛾	140、141
水青岡屬	8、9、14、26、30、31、32、33、36、37、38、39、41、42、52、54、56、85、90、106、134、139、151、156、157、158、159、160、161、164、165、167、170、172、174、175、176
水鹿	11、12、115、116
牛科	115
世界遺產地	171、174、175

五劃

北方針葉林	43、45
北海道	35、36、41、43
北插天山	14、17、20、56、73、74、118、161
古湖沼	53、55
台灣八角金盤	77
台灣小鼯鼠	119
台灣山酢醬草	79、81
台灣山鷓鴣	13、122、123、132
台灣吊鐘花	68、70、71、72
台灣杉	17、53

台灣赤楊	73
台灣長尾駒	119、121
台灣扁柏	62、63、66、72、75、76、179、183
台灣高地植物誌	17、18
台灣堇菜	78、79、80
台灣條紋松鼠	119
台灣野山羊	13、115、116、117、132、133
台灣野豬	115、117
台灣森鼠	119、120
台灣紫嘯鶉	122
台灣蜓蜥	11、12、126、128
台灣標蛇	126、127、128
台灣瘤足蕨	78、79
台灣樹木誌	18、19
台灣檫樹	53
台灣獼猴	115、118、132、133
台灣鐵杉	63、66、75、76
史丹吉氏斜鱗蛇	126、128
四國	41
四照花科	44
外溫	114
巨嘴鴉	122、124
平均發芽日數	101、102
平武水青岡	27
本州	35、36、41、43、51、54
正儲型	103、104、105、106、107、108、109
永續利用	164
永續利用區	167、168
玉山箭竹	12、49、50、61、72、76、77、78、79、80、81、82、147
生物多樣性公約	165

生長季	85
生殖授粉機制	163
生態系	6、9、10、11、62、112、116、117、121、146、149、164、165、169、171、173、176、178
生態旅遊	167、169
生態機能	167
白耳畫眉	122
白花八角	60、61、63、64、73、83
白面鼯鼠	119、120
白神山地	173
白堊紀	30、32
白梅花蛇	126、128
白喉噪眉	122、125
白鼻心	115、117、193
矢櫃	21、23、181
石楠屬	45
石龍子科	126
石櫟屬	46

六劃

交配	130、131
休眠性	86、103
光合作用	88、153
光蠟樹	39
全新世	33、38、52、54
合理的利用	164
吉普賽毒蛾	137
同功異構酶	156
地下掘穴	112
地面活動	112、119、120、123
地棲	119
地質植物相史	54
多食性	136、137、143、144

多樣性	6、7、24、45、62、110、136、142、151、156、163、164、165、167、171、176
夸父瑤灰蝶	11、12、134、138、139、140、141、142、149
安息香科	44、45
安息香屬	45
尖葉耳蕨	78、79
尖鼠科	119、127
成熟期	97
早田文藏	17、18、20、21
有鱗目	126
灰林鴉	11、122、123
竹鳥	122
竹雞	122、123
米心水青岡	27、29、30、31、37、41、42、46、51、159
米倉山自然保護區	175
自然保護區	169、171、172、173、174、175、176、178、179
艾氏樹蛙	129、130

七劃

伯罕水青岡國家自然保護區	171
低溫層積	101、102、103
含笑花屬	73
更新	8、26、29、47、48、49、50、51、59、72、78、82、83、84、85、86、93、95、110、134、140、150、161、167
更新世	8、11、32、33、52、53、137
杜鵑花科	44、147



杜鵑科	68、122
求偶	131
赤尾青竹絲	126、127
赤車使者	79、81
赤蛙科	129
赤腹松鼠	119、120

八劃

亞斯蒙特國家公園	171
刻茸毒蛾	144
夜行性	112、131、132、141
始新世	30、32
孢粉	54、55
岡本水青岡	27、29
延長休眠	142、143
拉拉山	6、13、20、21、22、57、72、75、150、161、178、180
拉拉山鑽灰蝶	13、147、148
昆欄樹	53、60、61、62、63、65、72、73、78、82、83
易受害	68、96、164、170
東方水青岡	27、34、37、41
松科	44、63
松鼠科	119
松鴉	13、34、122、124
板栗屬	73
武夷山	52、172、175
油葉石櫟	72、77
物候	10、84、85、134、135、138、140、145
社區整體營造	167
花粉孢子庫	167
芽鱗痕	87

虎鶉	122
表型的可塑性	153
金平亮三	18、19、21
金芒管鼻蝠	119、121
金翼白眉	122、125
長吻松鼠	119、120、125、132
長柄水青岡	27、28、37、38、42、44、46、159、169、170
長葉鱗毛蕨	78
阿玉山西峰	14、21、55、57、76
阿里山灰木	60、61、68、70、78、82、83
阿里山銀鈎蛾	144
阿里山繁縷	79
青背山雀	12、122

九劃

亮葉水青岡	27、37、42、46、51、159
保育	8、21、96、109、110、115、122、126、140、162、163、164、165、167、169、170、171、173、176、177、179
冠羽畫眉	122
冠層孔隙	47、49、81、82
南山脊國家公園	172
南方山毛櫸屬	31、32
毒蛾	137、144、145
活力	80、91、93、102、103、105、106、107、108、109、163
穿孔性昆蟲	134、146
紅外線自動照相	112、113、116、117、118、121、





123、125、131

紅楠..... 63、64、73

紅腺懸鉤子..... 79、81

紅頭山雀..... 12、122、125

紅檜.....
62、63、65、66、179、182

美洲水青岡.....
27、29、30、34、35、37、39、
40、45、46、47、48、51、137、
159、171、177

美洲水青岡 – 糖楓混合林..... 51

胚根..... 86、95、110

胡桃科..... 44

胡桃屬..... 73

限制酶切位多型性分析..... 161

面天樹蛙..... 129、130

風媒花..... 90

食肉目..... 115、117、121

食蟲目..... 119、127

食蟹獾..... 133

香桂..... 63、66、67、77

十劃

核心區..... 167、168

桃金娘科..... 44

桑科..... 44、53

氣候暖化..... 140、164

烏心石..... 53、72、77

烏皮九芎..... 60、61、73

特有亞種..... 128、138、161

特有種.....
14、63、68、70、130、138、
139、142、146、148、149

狹食性..... 136、137、143

神農架.....
28、43、44、51、54、55、59、

161、172、174、175、176

胸徑斷面積..... 60

高山白腹鼠..... 13、119、120

高山新木薑子.....
60、61、62、68、70、82、83

十一劃

假杓木..... 60、61、62、68、69

假繡球..... 68、70、73、82、83

區外保育..... 96、109、110、165

啄木鳥科..... 122

國家公園.....
164、165、167、171、172、173、
176、178

國家公園法..... 176

國際自然及自然資源保育聯盟
..... 164、165、169、171

基因型..... 152、153、163

基因僵化..... 155

基因樹..... 156

堅果..... 14、17、26、64、91、92、95

專食性..... 11、136、137、138、142

帶蛾..... 144、145

常綠針葉樹..... 45、46

梭德氏赤蛙..... 11、127、129、130

混合芽..... 85、87、90

清涼峰..... 8、55、59、175

畢節水青岡..... 27

疏葉卷柏..... 78、79

盛行雲霧帶..... 59

第四紀..... 32、33、52、53

粒線體..... 155、161

莫氏樹蛙..... 11、129、130、131

造瘿昆蟲..... 134、138、145

連香樹..... 45、73





連香樹屬	73
野生動物保育法	176
陰性樹種	49、86
雀科	122、124
頂芽	87
魚鱗蕨	78、79
鳥嘴山	
14、21、22、56、57、76、77、	
180	
鹿皮山	
14、23、24、57、58、61、62、	
63、68、74、181	
鹿科	115、116

十二劃

喀爾巴阡山脈的生物圈保護區	172
富士瑾灰蝶	139
就地保育	165、177、179
復育	96、165、177
插天山	
6、14、17、20、21、22、24、	
56、61、62、63、68、73、74、	
76、112、115、116、117、118、	
119、122、161、165、178、179、	
180	
斑蛾	144
森林法	176、179
植物園	18、111、165、166、167
植食性昆蟲	11、135、153
殼斗	
11、14、17、28、44、46、63、	
64、66、67、72、91、92、98、	
144、147、157	
殼斗科	
11、14、44、46、63、64、67、	
72、144、147、157	

渤海地區	37
無尾目	129
無性生殖	152
無脊椎動物	
114、118、121、123、126、127、	
128	
畫眉科	122、124、132
發芽率	101、102、107、108
發芽速度	102
短柄水青岡	27
短柱山茶	
60、61、62、68、71、78、83	
腋芽	87
華南鼯鼠	115、118、132
象鼻蟲	138、146、147
貂科	115
間冰期	8、32、42、53、54、55
陽性樹種	49、51、86
雄蕊	16、70、150
雲霧地帶	93、121、153
雲霧裳蛾	140、141
黃山	173、175
黃毒蛾類	145
黃胸青鶉	11、122、124
黃喉貂	
11、12、112、115、116、117、	
118、120、132	
黃腹琉璃	12、122、124
黃嘴角鴉	122、123
黃頷蛇科	126
黑長尾雉	122、123
黑森林柯勒瓦爾德國家公園	
171、172	
黑腹絨鼠	119、120

十三劃



傳播..... 33、53、91
 圓翅幽眼蝶..... 149
 圓齒水青岡.....
 27、28、29、30、35、36、37、
 39、41、42、45、46、47、49、
 51、106、107、108、109、134、
 142、159、161、173
 塔開山..... 22、57、72、180
 微衛星標記..... 155
 新生代..... 157
 新種..... 18、20
 椴樹..... 26、33、34、73
 楓香..... 39
 楝科..... 44
 榆科..... 44
 溫帶中間型..... 104、105、107
 溫帶異儲型..... 104、105
 煤山雀..... 12、122
 矮竹.....
 10、29、46、48、49、50、51、77
 節肢動物..... 126
 落葉闊葉樹.....
 25、45、46、48、49、50、51、
 62、76
 葉蜂..... 138
 葉綠素..... 88
 葉綠體..... 155、157、159、162
 賊仔樹..... 78、83
 雉科..... 122、123
 鼠科..... 119、127

十四劃

寡食性..... 參見「狹食性」
 實生苗..... 110
 演化.....

 84、135、142、153、155、156、
 157、158、160、163
 演化樹..... 156
 演替..... 48、49、50、51
 瑪家龜殼花..... 11、120、126、127
 種子小苗的存活力..... 163
 種子含水率.....
 91、100、103、104、105、106、
 107、108
 種子活力..... 參見「活力」
 種子庫..... 93、167、179
 種子儲藏行為..... 103、104
 種化..... 153、156、158、159
 種皮..... 86
 綠啄木..... 122、126
 聚合脢根基..... 156
 裳蛾..... 11、140、141、142
 銅山.....
 6、14、21、23、24、28、50、
 57、58、60、61、62、63、68、
 72、74、76、79、84、96、97、
 99、100、110、112、114、115、
 116、117、118、119、121、122、
 126、127、129、130、140、161、
 162、178、179、181
 雌花.....
 16、86、87、88、90、91、92、
 150
 鳳頭蒼鷹..... 122
 鳴禽..... 124

十五劃

墨西哥水青岡..... 8、27、35、37
 槭樹科..... 44
 槭樹屬..... 26、74
 樟科.....



11、44、46、63、64、65、68、70、72、147	
樟樹	17
模式標本	20、21
歐洲	
8、14、17、21、26、27、29、30、32、33、34、37、38、39、41、44、45、46、47、48、49、51、54、103、106、107、108、109、134、135、136、137、156、157、159、171、172、173、177	
歐洲水青岡	
14、17、21、26、27、29、30、33、34、37、39、41、44、45、46、47、48、51、103、106、107、108、136、137、156、159	
潛葉蛾	137
熱帶中間型	104、105
熱帶雨林	43、164
熱帶異儲型	104、105
盤古蟾蜍	129
編目	134
緩衝區	167、168、177
蝙蝠科	119
蝮蛇科	126
褐林鴉	122、123
褐帶蛾	144、145
褐鷹鴉	122、123
褐鷲	122
豬科	115
遮蔽處	131
鴉科	122、124
黎氏矚灰蝶	139

十六劃

導板集井式陷阱	114
---------	-----

樹上活動	119、120、127
樹冠層	
72、81、83、91、118、121	
樹蛙科	129
樺木屬	26、73
橡樹	39、46
遺傳分化	152、153、154、163
遺傳結構	156、161、163
遺傳標記	
154、155、156、157、158、160、161	
遺傳變異	
8、150、151、152、153、154、155、156、157、159、161、162、163	
頭狀花序	14、16
鷓鴣科	122、132

十七劃

擬異齒蛇科	126
擬單性木蘭屬	73
擬檫樹屬	73
檜木	11、53
營養芽	87
獾科	115
繁殖期	85、130
繁殖體	85
聯合國教育科學文化組織	171
聯合國農糧組織	165
薄葉虎皮楠	62、63、83
薔薇科	
44、45、63、68、79	
薛曼式捕鼠器	113
避難所	
9、32、34、35、36、38、54、140、171	



韓國鬱陵島..... 41

十八劃

檫樹屬..... 73

藍松鴉..... 34

藍腹鷗..... 12、122、123、132

蟲癭..... 89、90、145、146

豐年.....

10、16、49、83、87、96、100、

117、120、142、151

鵝耳櫪屬..... 26

鮑鼯..... 119、121、127

鼯獾..... 13、115、118、132

十九劃

櫟林帶..... 58、72、73、75、76

櫟屬..... 26、36

槲木屬..... 36

藪鳥..... 122

蟾蜍科..... 129

譜系樹..... 156、158、159

關鍵種..... 117

霧社木薑子
..... 60、61、62、63、65、73

鵝科..... 122

二十劃

獼猴科..... 115

二十一劃

櫟屬..... 31、32、73

蘭坎山.....

14、23、24、57、58、61、63、

68、74、76、77、162、163、

178、179、181

鐵釘樹..... 179、182

麝香貓..... 11、112、115、117、118

二十二劃

巒大杉..... 17、53

巒大花楸..... 73

瘦蠅..... 145

二十三劃

鱗翅目昆蟲..... 136、137、138

鱗胸鷓鴣..... 122、125

鷲鷹科..... 122

齧齒目..... 119、127

二十四劃

靈貓科..... 115

鷹鵑..... 122

鹼基變異..... 163

英文索引 English Index

A

Adaptation 230
Ancient lake 55

B

Beech
43, 46, 47, 51, 56, 58, 60, 102, 111,
120, 123, 136, 137, 171, 172, 173, 180,
181, 190, 191, 192, 193, 203, 204, 206,
208, 211, 210, 212, 213, 214, 222, 223,
224, 226, 227, 228, 229, 230, 230, 231,
238, 239, 240
Big-small Langou Nature Reserve
..... 174
Bohai Sea 196
Borers 231
Botanical Garden 111, 166, 191
Bud scale scar 87
Buffer zone 237
Bunzo Hayata 17, 18, 191

C

Canopy
63, 82, 193, 199, 200, 201, 205, 208,
209, 228
Canopy gap 82, 200
Chatianshan
22, 55, 56, 73, 76, 74, 165, 179, 180,
186, 190, 191, 192, 193, 205, 222, 224,
240

Chlorophyll 212
Chloroplast 233, 234
Conservation
169, 185, 186, 187, 192, 216, 220, 232,
236, 237, 238, 239, 240
Convention on Biological Diversity
..... 236
Core area 168, 237
Cotyledon 95, 214
Cultural Heritage Preservation Act
..... 186, 192, 216
Cupule 17, 92, 190, 194

D

Dabaishan
23, 55, 58, 74, 75, 76, 77, 181, 204,
205, 207, 234, 240
Disjunct distribution 227
Dispersal 213
Diversity
193, 199, 205, 226, 227, 234, 236
Dormancy
85, 102, 211, 214, 217, 218
Drift-fence funnel trap 223
Dwarf bamboo 48, 211, 214

E

Ecosystem
165, 186, 187, 189, 205, 224, 236, 239
Ecotourism 169, 237
Eocene 194

Epicotyl 95
Europe
188, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200,
203, 226, 227, 231, 233, 238, 239
Evolution 230, 233, 234
Ex situ conservation 220, 236

F

FAO 165, 236
Female flower 92
Flora Montana Formosae 18, 191
Forest Law 239, 240
Formosan Trees 19

G

Gall 89, 228, 230, 231
Gall-making insects 228, 231
Gap 47, 82, 199, 200
Gap regeneration 199, 200
Genetic variation 232, 234
Genotype 232
Germination percentage
..... 102, 108, 218, 219
Germination speed 218
Global warming
186, 189, 213, 229, 236, 240
Gran Paradiso National Park
..... 171, 238
Great Smoky Mountains National Park
..... 172, 238

H

Hokkaido 195
Holocene 195, 196, 202, 203

Holotype 192
Honshu 197, 203
Huangshan 172, 173, 175, 239
Hypocotyl 95
Hyrceanian Forest (Caspian Forest)
..... 172, 238

I

In situ conservation 216, 236, 240
Interglacial
..... 188, 195, 197, 202, 203, 227
Inventory 189, 222, 223, 226
Invertebrate 225
IUCN
..... 8, 165, 169, 170, 188, 236, 237

J

Jay 124, 222

K

Kellerwald-Edersee National Park
..... 172, 238

L

Lalashan
22, 55, 75, 180, 186, 192, 204, 206,
207, 234
Lankanshan
23, 58, 74, 76, 77, 181, 193, 204, 205,
207, 234, 240
Lepidopterous insects 136, 137
Lupishan 23, 55, 58, 74, 181, 204, 205

M

- Mean germination time 102, 218
Micangshan Nature Reserve 239
Mixed buds 210, 211
Monophagous 136, 137, 231
Monsieur J. Palibin 17, 191

N

- Nariaki Konishi 17, 21, 191
National Park 167, 171, 172, 238
Natural selection 234
Nature Reserve
 165, 171, 172, 174, 179, 180, 186, 187,
 222, 239, 240
Niaozuishan
..... 22, 56, 76, 180, 192, 204, 207
Nocturnal 223
Nut 17, 190, 191

O

- Oldgrowth stage 48
Orthodox 104, 218, 219

P

- PCR-based 155
Phenology 210, 226, 228
Photosynthesis 212
Phytophagous insect 227
Pleistocene
..... 53, 188, 189, 195, 202
Pollen
..... 92, 190, 196, 203, 212, 213, 217
Polyphagous

- 136, 137, 227, 230
Prolonged diapause 142, 143, 230
Propagule 92

Q

- Qingliangfeng Nature Reserve
..... 239
Quaternary 195, 202

R

- Rational use 169, 236
Refugia 34, 35, 36
Regeneration
 51, 82, 186, 188, 199, 200, 201, 204,
 206, 208, 210, 213, 214, 224, 228, 237
Reproductive strategies 234
Ryoso Kanehira 19, 193

S

- Seed bank 189, 214
Seed moisture content 104, 219
Seed storage behavior 218, 219
Seed viability 213, 214
Seedling
 83, 206, 210, 211, 214, 216, 220, 221,
 234
Seedling viability 234
Seven Sisters Mountain Nature Reserve
..... 239
Shennongjia Nature Reserve
..... 239
Sherman trap 223
Shigui 193
Small mammal 222, 223

South Ridge State Park	238
Speciation	233
Stamen	16
Stand initiation stage	48
Stratification	101, 102, 218
Succession	48, 200, 201
Sustainable use	168, 236

T

Takaishan	22, 55, 180, 204, 206
Temperate-recalcitrant	105
Terminal buds	87
Tianmushan Nature Reserve	239
Tongshan	
23, 28, 29, 50, 55, 58, 60, 61, 74, 76,	
84, 94, 100, 181, 186, 193, 204, 205,	
206, 207, 216, 217, 220, 222, 224, 228,	
234, 240	
Tortricid moth	143, 230
Transition zone	168
Tussock moth	144
Type	
21, 29, 30, 72, 188, 192, 193, 206, 207,	
214, 220, 238	

U

Understory reinitiation stage	48
UNEP	165, 236
UNESCO	171, 238
Univoltine	226, 229

V

Viability	213, 214, 219, 220, 234
Vulnerable	68, 170, 211, 214, 216

W

Weevil	147, 231
World heritage	171, 174, 175, 238, 239
Wuyishan	172, 175, 239

X

Xiatongshan	23, 55, 58, 74, 181, 193, 206
-------------	-------------------------------

學名索引 Scientific Name Index

A

Accipiter trivirgatus formosae 122
Acer 26, 74, 194, 207
Aceraceae 198
Achalinus formosanus formosanus
..... 126, 225
Acrophorus stipellatus (Wall.) Moore
..... 78, 79, 208
Aegithalos concinnus 122
Alnus formosana (Burkill ex Forbes &
Hemsl.) Makino 207
Apodemus semotus 119, 224
Araliaceae 198
Araucaria columnaris (Forster) Hook. ... 105
Arborophila crudigularis 122, 224
Asarum macranthum Hook. f. 79, 80
Auaztellodes arianus (Wileman) ... 144, 230
Azadirachta indica A. Juss. 106

B

Bambusicola thoracica sonorivox 122
Belomys pearsoni kaleensis 119, 224
Betula 26, 194, 207
Bufo bankorensis 129, 225

C

Caloptilia 142, 143, 230
Calliteara taiwana (Wileman) 144
Caloptilia spp. 140
Callosciurus erythraeus 119, 224
Camellia tenuifolia (Hayata) Coh-Stuart
..... 73, 75
Camellia brevistyla (Hayata) Coh.-Stuart

..... 60, 61, 68, 71, 83, 208
Capricornis swinhoei 115, 224
Carpinus 26, 194
Castanopsis 58, 196
Catocala connexa Butler 140, 229
Catocala nubila Butler 140, 229
Chamaecyparis
62, 63, 65, 66, 72, 182, 183, 189, 202,
205, 207
Chamaecyparis formosensis Matsum
..... 62, 63, 65, 182, 205
Chamaecyparis obtusa Sieb. & Zucc.
var. *formosana* (Hayata) Rehder
..... 62, 63, 66, 72, 183, 205, 207
Cinnamomum subavenium Miq. 63, 67
Cornaceae 198
Corvus macrorhynchos 122
Cuculus sparverioides 122
Cunninghamia konishii Hayata 202
Cleyera japonica 62, 63, 205

D

Daphniphyllum glaucescens Bl. ssp.
oldhamii (Hemsl.) Huang 73
Daphniphyllum himalaense (Benth.)
Muell.-Arg. subsp. *macropodium*
(Miq.) Huang 62, 63, 208
Dendrocopos leucotos insularis 122
Dolichoprosopus yokoyamai (Gressitt)
..... 146, 231
Dremomys pernyi owstoni 119, 224
Dendropanax dentiger (Harms ex Diels)
Merr. 62, 68, 69, 73
Dryopteris formosana (Christ) C. Chr. ... 75

Dryopteris sparsa (Don) Ktze. 78, 208
Dyosma pleiantha (Hance) Woodson ... 182

E

Enkianthus perulatus Schneider
..... 68, 71, 72, 73
Eothenomys melanogaster 119, 224
Ericaceae 198
Euphorbiaceae 198
Euproctis spp. 145
Eurya crenatifolia (Yamamoto) Kobuski
..... 60, 61, 68, 69, 73, 75
Eurya glaberrima Hayata 72, 73
Elaeis guineensis Jacq. 106

F

Fagaceae
14, 136, 137, 186, 189, 190, 198, 199,
206, 233
Fagus brevipetiolata Hu 27
Fagus chienii W.C.Cheng 27, 160
Fagus chinensis Li 30, 194
Fagus crenata Blume
27, 28, 29, 36, 37, 42, 106, 134, 159,
194, 195, 196, 197, 200, 219, 226
Fagus engleriana Seem.
27, 30, 31, 37, 42, 159, 160, 194, 197
Fagus grandifolia Ehrh.
27, 34, 35, 37, 39, 40, 103, 137, 194,
195, 196, 197, 200, 218, 227, 238
Fagus grandifolia subsp. *mexicana*
(Martínez) E. Murray
27, 34, 35, 37, 39, 40, 137, 194, 195, 196,
197, 218, 227
Fagus granulata 32
Fagus hayatae Palibin
14, 18, 20, 21, 28, 29, 31, 37, 38, 42,
44, 54, 55, 56, 58, 61, 72, 73, 74, 75,

158, 160, 161, 162, 170, 174, 178, 180,
188, 189, 194, 201, 203, 204, 205, 207,
208, 210, 219, 220, 229, 232, 233, 234,
237, 239

Fagus orientalis 27, 194
Fagus bijiensis 27
Fagus hayatae subsp. *hayatae* 28, 29,
159, 198
Fagus hayatae var. *zhejiangensis* 161
Fagus hayatae subsp. *pashanica*
(C.C.Yang) R.Peter ex J.Q.Li
14, 27, 28, 29, 31, 38, 44, 54, 174, 188,
194, 197, 204, 239
Fagus japonica
20, 27, 36, 37, 42, 48, 134, 189, 192,
194, 197, 226
Fagus longipetiolata Seem.
27, 28, 37, 38, 42, 44, 160, 170, 194,
197, 237
Fagus lucida Rehd. et Wils.
27, 37, 42, 159, 160, 194, 197
Fagus okamotoi Shen 27
Fagus sylvatica L.
26, 27, 34, 37, 41, 47, 48, 106, 190,
191, 194, 195, 196, 197, 199, 200, 218,
219, 227, 233
Fagus sylvatica subsp. *orientalis* (Lipsky)
Greuter. & Burdet 37
Fagus tientaiensis Liou
(*F. tientaiensis* Liou) 27
Fatsia polycarpa Hayata 122, 207
Ficedula hyperythra innexa 122

G

Garrulax albogularis ruficeps 122
Garrulax morrisoniana 122
Garrulax poecilorhynchus
poecilorhynchus 122

Garrulus glandarius tainvanus 122

H

Herpestes urva formosanus 115, 224

Heterophasia auricularis 122

Horaga rarasana Sonan 147, 148, 231

Hydrangea angustipetala Hayata 68

I

Illiciaceae 198

Illicium anisatum L. 60, 61, 63, 64, 73, 205

J

Juglandaceae 198

K

Khaya senegalensis (Desr.) A.Juss. 106

Kurixalus eiffingeri 129, 225

Kurixalus idiootocus 129, 225

L

Lithocarpus kawakamii (Hayata) Hayata
..... 64, 207

Litsea acuminata (Bl.) Kurata 62, 63, 64,
205

Lauraceae 189, 198, 199, 206

Lindera erythrocarpa Makino. 182

Liocichla steerii 122

Litsea elongata (Wall. ex Nees) Benth. &
Hook. f. var. *mushaensis* (Hayata) J. C.

Liao 60, 61, 63, 65, 205

Lophura swinhoii 122, 224

Lycodon ruhstrati ruhstrati 126, 225

Lymantria dispar Linnaeus 137, 227

Ligustrum liukuense Koidz. 62, 68

Laurocerasus phaeosticta (Hance)

Maxim. 63

Lithocarpus konishii (Hayata) Hayata. 72,
207

Lithocarpus hancei (Benth.) Schottky var.
ternaticupula (Hayata) Liao

..... 60, 61, 63, 67, 72, 205

M

Macaca cyclopis 115, 224

Machilus thunbergii Sieb. & Zucc. 63, 64

Magnoliaceae 198, 206

Martes flavigula chrysoaspila 115, 224

Meliaceae 198

Melogale moschata subaurantiaca
..... 115, 224

Miscanthus sinensis Andersson 75

Michelia compressa (Maxim.) Sargent
..... 72, 202, 207

Moraceae 198

Muntiacus reevesi micrurus 115, 224

Mustela sibirica taivana 115, 224

Myoponus insularis 122

Myrtaceae 198

Myrsine stolonifera (Koidz.) Walker 75

Murina isodon 119, 121

N

Neolitsea aciculata (Bl.) Koidz. 73

Neolitsea acuminatissima (Hayata)

Kanehira & Sasaki 60, 61, 68, 70, 73, 75

Neolucanus sp. 149

Niltava vivida vivida 122

Ninox scutulata 122, 225

Niviventer culturatus 119, 224

Nothofagus 31, 32, 37

O

Oxalis acetosella subsp. *griffithii* var.
formosana 79, 81, 208
 Oak 190, 227
Otus spilocephalus hambroeki 122, 225
Ovophis monticola makazayaya
 126, 225
Osmanthus heterophyllus (G. Don) P. S.
 Green 68, 75
Ophiopogon intermedius D. Don 72

P

Paguma larvata taivana 115, 224
Palitisa cervina formosana Matsumura
 144, 145
Parus ater pilosus 122
Parus monticolus insperatus 122
Pieris taiwanensis Hayata 75
Pourthiaea villosa (Thunb. ex Murray)
 Decne. var. *parvifolia* (Pritz.) Iketani &
 Ohashi 68, 70, 73
Pellionia radicans (Sieb. & Zucc.) Wedd.
 79, 81
Peracarpa carnosa (Wall.) Hook. f. &
 Thomson 79
Petaurista alborufus lena 119, 224
 Phasianidae 224
Phoenix reclinata Jacq. 106
Picus canus tancolo 122
 Pinaceae 198
Plagiogyria formosana Nakai- 75, 78, 79,
 208
Platyercus spp. 147
Pnoepyga albiventer formosana 122
Polystichum parvipinnulum Tagawa
 78, 79
Pseudopammene fagivora Komai
 142, 230
Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri

..... 126, 225
Pyrrhula nipalensis uchidai 122
Pyrenaria shinkoensis (Hayata) Keng
 62, 63, 65, 205

Q

Quadricariferia punctatella
 (Motschulsky) 142
Quercus
 26, 58, 63, 66, 67, 75, 194, 195, 197,
 206, 207, 231
Quercus sessilifolia (Bl.) Schottky
 62, 63, 66 75, 207
Quercus morii (Hayata) Schottky 63, 66
Quercus longinux (Hayata) Schottky
 63, 66

R

Rana sauteri 129, 225
Rhacophorus moltrechti 129, 225
 Rosaceae 198
Rubus sumatranus Miq. 79, 81
Rusa unicolor swinhoi 115, 224
Rhododendron pseudochrysanthum
 Hayata 68, 69, 205
Rhododendron formosanum Hemsl. 68,
 69, 205
Rhododendron hyperythrum Hayata 75
Rhinolophus monceros 120
Rhinolophus formosae 120

S

Sphagnum 102, 105
Sassafras randaiense (Hayata) Rehder
 202
Selaginella remotifolia Spring 78, 79
Sibatanozephyrus fujisanus (Matsumura)

.....	139
<i>Sibatanozephyrus kuafui</i> Hsu & Lin	
.....	138, 139, 140, 228, 229
<i>Sibatanozephyrus lijinae</i> Hsu	139
<i>Sitta europaea</i>	122
<i>Soriculus fumidus</i>	119
<i>Sphenomorphus taiwanensis</i>	126, 225
<i>Stachyris ruficeps</i>	122
<i>Stellaria arisanensis</i> (Hayata) Hayata	79
<i>Strix aluco</i>	122, 225
<i>Strix leptogrammica</i>	122, 225
Styracaceae	198
<i>Styrax formosana</i> Matsum. var. <i>formosana</i>	
.....	61
<i>Sus scrofa taiwanus</i>	115, 224
<i>Symaticus mikado</i>	122
<i>Symplocos arisanensis</i> Hayata	
.....	60, 68, 70, 205, 208
<i>Symplocos macrostroma</i> Hayata	149, 231
<i>Symplocos heishanensis</i> Hayata	75
<i>Swietenia macrophylla</i> King	106

T

<i>Taiwania cryptomerioides</i> Hayata	191, 202
<i>Tamiops swinhoe formosanus</i>	119, 224
<i>Tetradium glabrifolium</i> (Champ. ex Benth.) T. Hartley	78
Theaceae	198, 206
<i>Tilia</i>	26, 73, 194, 195
<i>Trochodendron aralioides</i> Sieb. & Zucc.	
.....	60, 61, 63, 65, 83, 202, 205, 207, 208
<i>Tsuga chinensis</i> (Franchet) Pritz. ex Diels var. <i>formosana</i> (Hayata) Li & Keng	
.....	63, 66, 75, 207
<i>Ternstroemia gymnanthera</i> (Wight & Arn.) Sprague	62, 63, 67

U

Ulmaceae	198
----------	-----

V

<i>Viburnum formosanum</i> Hayata	62, 68, 205
<i>Viburnum erosum</i>	62, 68, 205
<i>Viburnum sympodiale</i> Graebner	
.....	68, 70, 83, 208
<i>Viola formosana</i> Hayata	78, 79, 80
<i>Viridovipera stejnegeri stejnegeri</i>	126, 225
<i>Viverricula indica taivana</i>	115, 224
<i>Viburnum sympodiale</i> Graebner	68, 70, 83, 208
<i>Viburnum urceolatum</i> Sieb. et Zucc.	73
<i>Viburnum luzonicum</i> Rolfe	73, 75

Y

<i>Yuhina brunneiceps</i>	122
<i>Yushania nitakayamensis</i> (Hayata)	
Keng f.	50, 61, 73, 75, 79, 80, 82, 94, 147, 184, 200, 208, 231

Z

<i>Zizania palustris</i>	105
<i>Zoothera dauma</i>	122
<i>Zopfoessa siderea kanoi</i> (Esaki & Nomura)	149

致謝 Acknowledgement

本書能完成，特別感謝行政院農業委員會林務局的大力支持與協助；承蒙林務局管立豪先生、張弘毅先生、劉泰成先生提供諮詢並且是本書出版重要之幕後推手。

成書期間資料的蒐集與野外的調查及行政的支援，感謝林務局黃群修先生、王守民先生、吳麗娟小姐、李季璟小姐；羅東林區管理處林鴻忠處長、吳坤銘先生、邱惠玲小姐、林蒼蔡先生、邱昱仁先生、洪明蕙小姐、劉啟斌先生及其相關同仁等；新竹林區管理處張偉顛先生、紀麗美小姐、黃麗萍小姐、謝書綺小姐及其相關同仁等；林業試驗所黃嘉龍博士、林謙佑先生、新北市政府游智偉先生、宜蘭縣政府郭子銘先生、桃園縣政府陳王生先生、新北市政府動物防疫檢疫處黃瑞媚小姐等之協助。

感謝蘇鴻傑教授、陳明義教授、歐辰雄教授、呂金誠教授、邱清安博士、姜博仁博士、東京大學鎌田直人博士、東京大學矢後勝也博士、夏威夷比夏博物館千葉秀幸博士、中國科學院植物研究所謝宗強博士、中國科學院植物研究所郭柯博士、北京林業大學李俊清博士、廈門大學李振基博士、福州農林大學游水生教授、山西農業大學植物學科張志勇博士、日本石塚勝己先生、山本光人先生、長谷川大先生、國立臺灣師範大學生命科學系王立豪先生、魯丁慧小姐、台灣大學生命學院科技共同空間、基因飛躍生命科學實驗室張奕元先生、國立台灣大學臨床醫學研究所王弘毅博士、國立台灣大學臨床醫學研究所謝佳宏博士、Professor Milan Chytrý、Assistant Professor David Zelený、Professor Tanaka Kenzo、Dr. Franz Gassert

(National Museum of Natural History Luxembourg)、Sebastian Lotzkat (Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt) 在野外調查、物種鑑定、資料提供之莫大的幫助。

感謝鹿兒陽助理教授及鄧雅文小姐在英文翻譯上之莫大的幫助；感謝方穗銓、王文慶、王俊凱、王雅喬、江彧慧、余信萱、余俊慶、利孟勳、吳名鼎、吳杰龍、吳欣玲、吳致儀、吳程浩、宋恆慶、宋梧魁、李孝勤、李坤益、李哲瑋、李書銘、李智群、李靜峰、杜侑霖、沈君霖、沈亮伶、沈峻弘、阮紀閔、呂碧鳳、卓子右、林宇璇、林守心、林守心、林育綺、林和俊、林宗翰、林奕辰、林威翰、林政道、林錦繡、南耀仁神父、洪宗泰、洪淑華、紀易志、詹德謙、張文齊、張哲剛、張銘倉、曹澗、梁睿哲、許峰銓、郭怡君、陳佳雯、陳保元、陳建忠、陳彥叡、陳昱灃、陳高榜、陳國慶、陳凱眉、陳瑋玄、陳翰倫、曾好馨、游顯光、湯明偉、程宗德、黃明惠、黃冠傑、黃翊倫、楊宗儒、楊景婷、葉人瑋、葉清旺、葛瑞、詹愷仁、劉力銜、劉力銜、劉秋宏、蔡建生、鄭琬蒨、簡廷安、魏瑞廷、蘇皜、饒欣舫、龔展寬等人在辛苦的野外資料蒐集、資料整理與相片提供上點滴付出。（依筆劃排序）

最後感謝鄧子菁小姐為本書之出版全力編修與付出，才能使本書以科普面貌順利呈現於世人面前；感謝所有參與本書與為本書付出的所有人，然而要感謝的人實在太多若有遺漏還望見諒。

圖片來源 Picture Credits

(數字代表頁數 Number represents the number of pages.)

- 全書圖(除特別註記外)／林哲榮繪製
- 12~13台灣水青岡森林繪圖／王繼世繪
- 47、48、60、61、82／陳品邑繪製
- 73、75／古心蘭繪
- 136、137、140／林育綺繪製
- 158、160、162／孔祥璿繪製
- 11下、114下／葛瑞攝
- 16上、25左上、27右下、39、40、157上／胡哲明攝
- 15上、17、64下、65上、66第2、3張、67右中及右下、69右中、70第2張、96~111、166上及右下／楊正釧攝
- 10、16下、18~25、53右上、56／謝長富攝
- 15下、84、87~95／宜蘭大學森林暨自然資源學系育林研究室提供
- 27左下、41、47、48左上／李靜峰攝
- 28左上／林政道攝
- 28右上、148右下／徐堉峰攝
- 28左下及右下、29中下及右下、31、44、48右上、50、54、58中、59、63、64上、65下、66第1、4張、67左上、68、69左下、右上及右下、70第1、3、4張、71下、74下、77、165下、175、180~183／陳子英攝
- 29上、165上／陳彥叡攝
- 67右上／呂碧鳳攝
- 29左下、30、38／郭柯攝
- 64左中、67右上、80右上／蘇夢淮攝
- 69右上／張銘倉攝
- 71上、78左下／邱宗儀攝
- 78右下、79、167／林哲榮攝
- 80左上／李孝勤攝
- 80右上及右下、81、82、83、179／陳品邑攝
- 116~118上、123上、125下、132、133／宜蘭大學森林暨自然資源學系野生動物生態研究室提供
- 113上、114上／吳杰龍攝
- 113中、120上／賴玉菁攝
- 118下、120中及下、123中及下、127中及下、128上及中、129、130、131／毛俊傑攝
- 121上、127上、128下／葉人璋攝
- 124~125中、126／五色鳥凳子攝
- 139、141下、142~147／黃嘉龍攝
- 141上／徐堉峰提供
- 148上、149／王俊凱攝
- 148左下／王立豪攝
- 166左下／沈亮伶攝
- 8、9、169／宜蘭大學森林暨自然資源學系植群生態研究室提供
- 封底圖片／林進成攝、林務局提供
- 封面右上1小圖／吳志學攝、林務局提供
- 封面右上2小圖／傅金福攝、林務局提供

